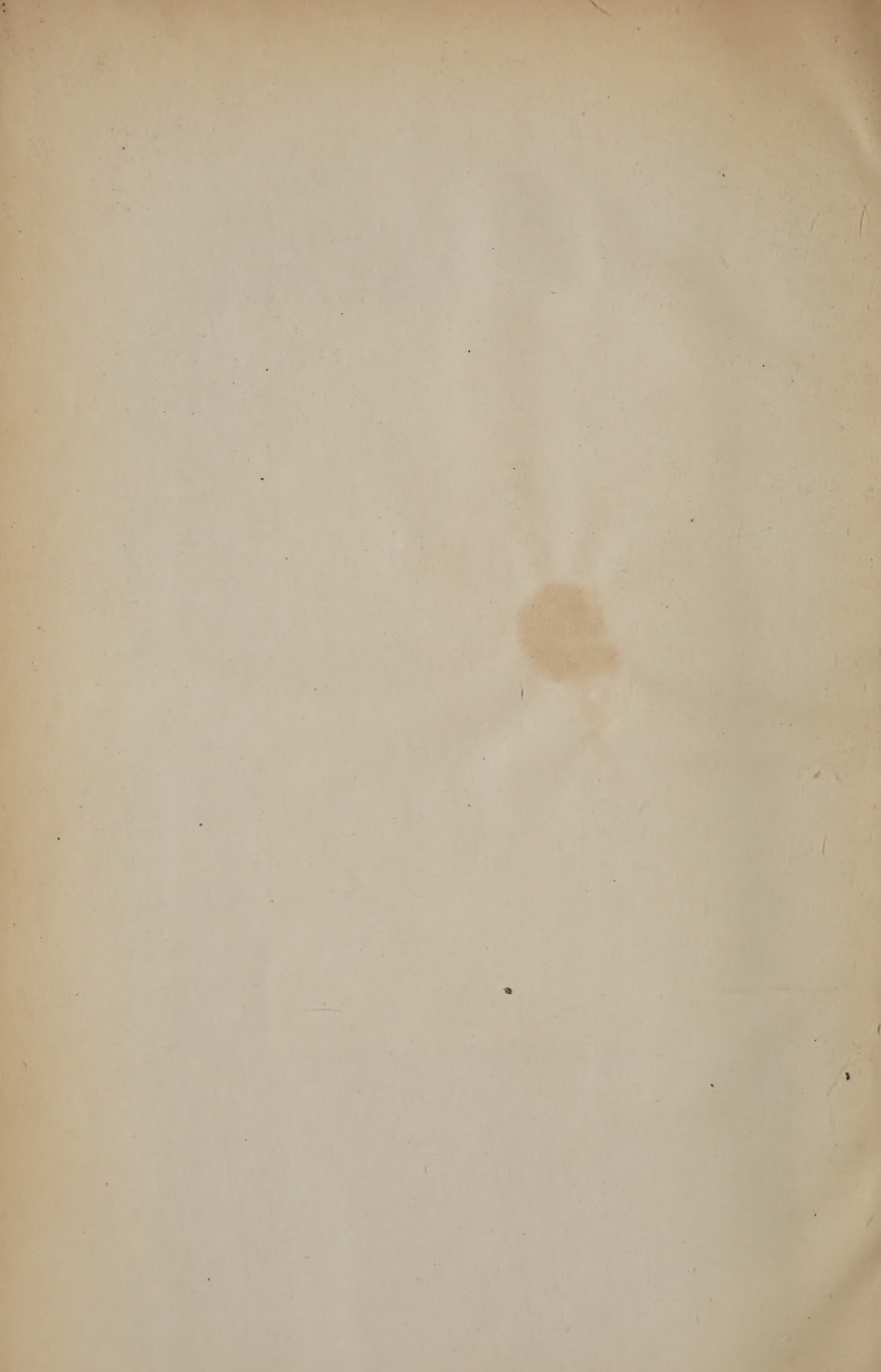






PFLANZENPHYSIOLOGIE.

ZWEITER BAND.

PFLANZENPHYSIOLOGIE.

EIN HANDBUCH

DES

STOFFWECHSELS UND KRAFTWECHSELS IN DER PFLANZE

VON

DR. W. PFEFFER,

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT TÜBINGEN.

ZWEITER BAND.

KRAFTWECHSEL.

MIT 43 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1881.

Inhaltsübersicht.

Seite

Kapitel I. Die Leistungen der Pflanze.

§ 1. 1

Kapitel II. Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse des Pflanzenkörpers.

§ 2. Die Festigung der Pflanze 5
§ 3. Elastizität und Cohäsion der Zellhäute 10
§ 4. Die Bedeutung der Spannungen 14
§ 5. Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse von Geweben 17

Kapitel III. Gewebespannung.

§ 6. Allgemeines 24
§ 7. Längsspannung 27
§ 8. Querspannung 35
§ 9. Schichtenspannung 38
§ 10. Beeinflussung der Gewebespannung durch die Aussenwelt 39
§ 11. Periodicität der Spannung 43

Kapitel IV. Wachsthumsmechanik im Allgemeinen.

§ 12. Allgemeines 46
§ 13. Wachsthum durch Intussusception und Apposition 50
§ 14. Wachsthumsmechanik der Stärkekörner 54
§ 15. Wachsthumsmechanik der Zellhaut 57

Kapitel V. Die Zuwachsbewegung.

Abschnitt I. Verlauf des Wachsens unter constanten Bedingungen.

§ 16. Allgemeines 63
§ 17. Die grosse Periode der Zuwachsbewegung 68
§ 18. Wachsthumsgeschwindigkeit 80
§ 19. Methoden der Zuwachsmessungen 84
§ 20. Dickenzuwachs 89
§ 21. Wachsthum und Zelltheilung 91
§ 22. Trajectorische Wachsthumscurven 94

Seite

Abschnitt II. Jahresperiode und Tagesperiode.

§ 23. Allgemeines 98
§ 24. Tagesperiode 99
§ 25. Jahresperiode 106
§ 26. Abstossung von Blättern und anderen Pflanzentheilen 114

Abschnitt III. Einfluss äusserer Verhältnisse.

§ 27. Allgemeines 116

A. Einfluss der Temperatur.

§ 28. 122

B. Einfluss des Lichtes.

§ 29. Allgemeines 129
§ 30. Einfluss von Beleuchtungswechsel 131
§ 31. Einfluss anhaltender Verdunklung 138
§ 32. Die Ursachen der Lichtwirkung 144
§ 33. Wirkung der Strahlen verschiedener Brechbarkeit 147

C. Wirkung mechanischer Eingriffe.

§ 34. Auslösende Wirkungen 151
§ 35. Mechanische Wirkungen 153

D. Wirkungen von Turgescenzschwankungen.

§ 36. 157

E. Einfluss der Elektrizität.

§ 37. 160

Abschnitt IV. Wachsthumserfolge durch Correlation und Induction.

§ 38. Allgemeines 160
§ 39. Die Induction spezifischer Gestaltung 163
§ 40. Reproductionsvorgänge 172

Kapitel VI. Krümmungsbewegungen.

Abschnitt I. Allgemeines.

§ 41. 176

Abschnitt II. Autonome Bewegungen.

§ 42. Periodische Bewegungen 184
§ 43. Ephemere Bewegungen 193
§ 44. Beeinflussung durch äussere Verhältnisse 196
§ 45. Mechanische Ursachen der Bewegungen 199

Abschnitt III. Ranken- und Schlingpflanzen.

§ 46. Allgemeines 202

A. Schlingpflanzen.

§ 47. Mechanismus und Verbreitung des Windens 204
§ 48. Weiteres über die Mechanik bei und nach dem Umschlingen 210

B. Ranken.

§ 49. Rankengewächse 213
§ 50. Blattkletterer und reizbare Stengel 221

Abschnitt IV. Bewegungen durch mechanische und chemische Reize.

§ 51. Allgemeines 224
§ 52. Stossreize 232
§ 53. Contactreize 245
§ 54. Chemische Reize 249
§ 55. Fortleitung der Reize 251

Seite

Abschnitt V. Nyctitropische Bewegungen.

§ 56. Mechanik der täglichen Bewegungen 254
§ 57. Entstehung der Tagesperiode 260
§ 58. Bewegungen durch Temperaturschwankungen 270
§ 59. Beeinflussung durch äussere Verhältnisse 274

Abschnitt VI. Oeffnungs- und Schleuderbewegungen.

§ 60. 279

Kapitel VII. Richtungsbewegungen.

§ 61. Allgemeines 285

A. Heliotropismus und Geotropismus.

§ 62. Allgemeines und Verbreitung 295
§ 63. Methodisches 304
§ 64. Mechanik der heliotropischen und geotropischen Bewegungen 308
§ 65. Die Vertheilung der Zuwachsbewegung in der Krümmungszone 316
§ 66. Innere Ursachen der heliotropischen und geotropischen Bewegungen 321
§ 67. Der Auslösungsvorgang 327
§ 68. Reactionszeit und Reactionsbedingungen 332
§ 69. Einfluss äusserer Verhältnisse auf heliotropische und geotropische Bewegungen. 336
§ 70. Heliotropische Wirkungen der Strahlen verschiedener Wellenlänge 340
§ 71. Anderweitige Wirkungen der Schwerkraft 342

B. Psychrometrische Bewegungen.

§ 72. 345

C. Eigenrichtung und Substratrichtung.

§ 73. 347

D. Resultirende Bewegungen.

§ 74. 350

Kapitel VIII. Locomotorische Bewegungen.

Abschnitt I. Freie Ortsbewegungen vegetabilischer Organismen.

§ 75. Allgemeines 359
§ 76. Ortsbewegungen vermittelst schwingender Cilien 361
§ 77. Ortsbewegungen ohne schwingende Cilien 364
§ 78. Einfluss des Lichtes 367
§ 79. Einfluss anderer äusserer Einwirkungen 373

Abschnitt II. Protoplasmabewegungen.

§ 80. Allgemeines 374
§ 81. Näheres über Protoplasmaströmungen 376
§ 82. Einfluss äusserer Agentien 383
§ 83. Bewegungen der Chlorophyllkörper 392
§ 84. Pulsirende Vacuolen 398

Kapitel IX. Erzeugung von Wärme, Licht und Elektrizität in der Pflanze.

Abschnitt I. Wärme.

§ 85. Allgemeines 401
§ 86. Wärmebildung durch Sauerstoffathmung 404
§ 87. Wärmebildung durch intramoleculare Athmung 413
§ 88. Die Temperatur des Pflanzenkörpers unter normalen Bedingungen 415

Abschnitt II. Production von Licht.

§ 89. 418

Abschnitt III. Elektrische Ströme in der Pflanze.

§ 90. 422

Seite

Kapitel X. Schädliche und tödtliche Einwirkungen.

§ 91. Allgemeines 427
§ 92. Einfluss höherer Temperatur 430
§ 93. Kältewirkungen 435
§ 94. Eisbildung in der Pflanze 440
§ 95. Ursachen des Erfrierens 445
§ 96. Wirkungen des concentrirten Sonnenlichtes 448
§ 97. Austrocknen der Pflanzen 449
§ 98. Gifte 453

Sachregister über Bd. I u. II 456

Kapitel I.

Die Leistungen der Pflanze.

§ 1. Durch Verwandlung von Spannkraft in lebendige Kraft wird die Betriebskraft gewonnen, vermöge deren die Pflanze Leistungen zu vollbringen vermag. Diese treten uns in Form von Wärme, Licht, Elektrizität, namentlich aber als Bewegungen des Ganzen und seiner constituirenden Theile entgegen. Ohne Bewegungsvorgänge ist Lebensthätigkeit überhaupt undenkbar, denn jene sind ebenso unentbehrlich für chemische Umlagerungen, wie für Fortschaffung irgend eines Stofftheilchens, und machen sich schon äusserlich bemerklich, wenn durch Wachsthum dauernde oder durch gewisse Reizbewegungen vorübergehende gestaltliche Aenderungen erzielt werden. Die gesammten Leistungen lassen sich auch als Molekularbewegungen und Massenbewegungen unterscheiden, je nachdem es sich nur um Schwingungen von Molekülen um eine Gleichgewichtslage handelt, oder Fortbewegungen über den Bereich einer Molekularkraft hinaus erzielt werden. Eine solche Trennung lässt sich übrigens nicht mit aller Strenge durchführen, doch mag es erlaubt sein, in Folgendem von mechanischen Leistungen (mechanischer Arbeit) im Gegensatz zu den als Wärme, Licht oder Elektrizität auftretenden Leistungsformen zu reden.

Die mechanischen Leistungen haben sowohl äussere als auch innere Widerstände zu überwinden. Innere Widerstände fehlen bei keiner Thätigkeit, denn solche stellen sich entgegen bei jeder Dehnung von Zellhäuten, jedem Wachsthum, jeder Fortbewegung eines Stofftheilchens und natürlich auch bei der in chemischen Umlagerungen nöthigen Zerreissung des molekularen Verbandes. Die inneren Widerstände erreichen sicher, namentlich auch in wachsenden Pflanzentheilen, gewaltige Werthe, obgleich genaue Bestimmungen bisher nicht ausgeführt sind. Doch auch die nach Aussen gerichtete Arbeit kann ansehnlich sein, wie u. a. dann, wenn die Wurzel in zähen Boden sich einbohrt oder durch ihr Wachsen Steine auseinandertreibt, zwischen welche sie eindrang. Sind derartige grosse Widerstände nicht zu überwinden, so ist doch immer ein gewisser Kraftaufwand nöthig, um z. B. die im Stoffwechsel entstehende Kohlensäure als Gas nach Aussen zu befördern oder Wasser zu verdampfen. Den einzelnen Zellen und Zellcomplexen treten aber die aus dem gegenseitigen Verband entspringenden Beeinflussungen als äussere Widerstände (im positiven und negativen Sinne) entgegen. Denn von der äusseren Umgebung rühren ja die

Widerstände her, welche die Rinde dem in die Dicke wachsenden Holzkörper, die Knospenschuppen den sich entfaltenden Trieben, die umgebenden Elementarorgane den einzelnen Zellen des Gewebeverbandes entgegensetzen.

Spannkraft, deren Uebergang in lebendige Kraft innere oder äussere Ursachen veranlassen, wird in die Pflanze vorzüglich mit der Nahrung, somit auch durch die von Arbeit der Lichtstrahlen abhängige Produktion organischer Substanz eingeführt, welche ohnehin nur eine besondere Art des Nährstoffgewinnes vorstellt. Indess auch auf andere Weise wird Spannkraft in die Pflanze eingeführt. Werden u. a. unter Bindung freier Wärme Wassertheilchen in Dampfform entrissen, so werden damit Spannkräfte in der Pflanze erzeugt, vermöge derer feste oder gelöste Stofftheilchen Wasser anziehen und eine Bewegung dieses erzielen, welche nach der Zellhaut oder nach dem osmotisch wirksamen Zellinhalt gerichtet ist. Auch wenn durch Wärme vermehrte Molekularbewegungen zu Umsetzungen führen, so sind diese doch wesentlich von Spannkräften abhängig, welche in den sich umsetzenden Körpern geboten sind. Wie auch ein äusserer mechanischer Eingriff die Spannkraft in der Pflanze modificiren kann, ist am augenscheinlichsten bei elastischen Organen, welche mit nachlassender Dehnung wieder zusammenschnellen.

Die Betriebskräfte werden also nicht allein durch eingreifende molekulare Umlagerungen erzielt, wie solche auch in der Athmung uns entgegentreten. Diese ist, wie in § 74 (Bd. I) hervorgehoben wurde, allerdings für die Pflanze unentbehrlich, liefert indess keineswegs die Betriebskraft für alle Funktionen, welche im Organismus zusammenwirken müssen, und die Nothwendigkeit der Athmung fordert keineswegs, dass durch sie der überwiegende Theil der Arbeitskraft gewonnen wird. Bei den Wachsthumsvorgängen der Zellhäute dürfte wohl durch Osmose und Imbibition der grösste Theil der mechanischen Arbeit geleistet werden, und durch diese Molekularkräfte wird ja auch die Wasserbewegung in der Pflanze betrieben.

Die durch Athmung gewonnene Energie vermag also durchaus keinen Maassstab für die in der Pflanze überhaupt zur Verwendung gekommene Arbeitskraft zu geben. Denn mit der besten Kenntniss der Verbrennungswärme werden die durch Osmose und Imbibition erzielten Leistungen nicht bestimmt, und selbst eine genaue Kenntniss der Lösungswärme vermag nicht ohne weiteres die Leistungen anzugeben, welche in der Pflanze durch einen gelösten Stoff vollbracht werden, wenn in osmotischen Wirkungen freie Wärme in Arbeit verwandelt wird. Demnach ist die Reihenfolge der Umwandlungen für die durch einen Körper in der Pflanze erzielbare Arbeitskraft durchaus nicht gleichgültig. Diese wird z. B. geringer ausfallen, wenn Stärke direct im Athmungsprozess verbrannt wird, als wenn zunächst Zucker entsteht, der nach vollbrachten osmotischen Leistungen zu Kohlensäure und Wasser verathmet wird. Dieses steht übrigens, wie nicht weiter gezeigt zu werden braucht, durchaus nicht im Widerspruch mit dem Satze der mechanischen Wärmetheorie, nach welchem der Verlust an Energie, also auch der Gewinn an lebendiger Kraft, allein von dem Anfangs- und Endzustand eines Systemes abhängig ist.

Die gesammte im Verlauf der Entwicklung eingeführte Spannkraft findet sich so wenig wie die gesammte aufgenommene Stoffmenge in der Pflanze vor, denn Energieverluste werden auf verschiedene Weise herbeigeführt, so durch

Leistung äusserer Arbeit, sowie durch Ausgabe materieller Theile oder von Wärme und Licht. Da die Secrete zumeist aus Kohlensäure und Wasser, also aus vollständig verbrannten Produkten bestehen, so verliert die Pflanze auf diesem Wege weniger Energie als Thiere, und auch der Verlust durch Wärmeabgabe ist für die Pflanze jedenfalls geringer als für warmblütige Thiere. Nur in einzelnen Fällen, in denen die Selbsterwärmung ansehnlich ist, büsst die Pflanze durch Wärmeabgabe in erheblicherem Maasse lebendige Kraft ein, während da, wo die Pflanze sogar kühler als die Umgebung ist, die producirte Wärme zur Verdampfung von Wasser u. s. w., also zur Verrichtung von Arbeit in der Pflanze benutzt wird.

Wir müssen uns hier auf obige allgemeine Angaben über die Quellen der Betriebskraft beschränken, die ja z. Th., wie osmotische Leistungen, Imbibition, Athmung, in besonderen Kapiteln behandelt wurden. Allgemein werden natürlich Vorgänge in der Pflanze lebendige Kraft liefern oder für sich in Anspruch nehmen, je nachdem mit der Verwandlung in den bezüglichen Systemen die Summe von Energie abnimmt oder zunimmt, mag es sich nun um Condensation, Polymerisirung, Hydratbildung oder andere als chemische Prozesse handeln. In welchem Sinne die Einführung von Spannkraft durch Licht und Wärme zu nehmen ist, kann nach Obigem nicht zweifelhaft sein. Mit der Produktion organischer Substanz führt sich ein gutes Theil der in der Pflanze vorhandenen Energie auf Arbeit der Lichtstrahlen zurück. Indess auch dunkle Wärme, was gewöhnlich ganz übersehen ist, liefert Arbeit in der Pflanze, nicht nur, indem sie die molekularen Schwingungen vermehrt, sondern auch, indem sie anderweitig Spannkraft schafft. Evident geschieht dieses in der Wasserverdunstung, ist indess überall möglich, wo die bezüglichen Prozesse eine Abkühlung herbeiführen. Da dieses zumeist mit Verdünnung von Lösungen zutrifft[1], so kann auch dieserhalb durch osmotische Leistungen eine Ueberführung von freier Wärme in Arbeit vermittelt werden[2]. Ausserdem dürften auch verschiedene Prozesse des Stoffwechsels eine Temperaturerniedrigung erzielen[3]. Das Verhältniss auslösender Wirkungen zur ausgelösten Spannkraft ist in der Einleitung dieses Buches dargelegt, und hier ist auch hervorgehoben, dass die Leistungsformen durchaus von den spezifischen Eigenschaften der bezüglichen Organe abhängen.

Die im Entwicklungsgang einer Pflanze aufgewandte Betriebskraft lässt sich nicht genügend, weder aus den erzielten Leistungen, noch aus den die Betriebskraft liefernden Prozessen ermitteln. Es ist sogar nicht zu sagen, wieviel Betriebskraft durch einen bestimmten Vorgang, also durch Osmose oder durch Imbibition oder durch Athmung, gewonnen wird. Denn wenn auch die Menge der verbrannten Stärke genau bekannt sein sollte, so gibt doch die Verbrennungswärme der Stärke keinen sicheren Maassstab, wieviel lebendige Kraft durch Verarbeitung der Stärke in dem complicirten Athmungsprozess für anderweitige Leistungen thatsächlich disponibel wurde. Auf der anderen Seite entzieht sich die in der Pflanze geleistete innere Arbeit der Bestimmung. Dass dieselbe sehr ansehnlich sein muss, ergibt sich u. a. aus der gewaltigen Cohäsionskraft der Zellhäute, welche ja überwunden werden muss, um durch Einschiebung neuer Micellen Wachsthum zu Stande zu bringen. Bekannt ist übrigens, dass durch Osmose und Imbibition mächtige Leistungen erzielt werden. Die ansehnliche, insbesondere von Zellen oder Gewebecomplexen gegen die umgebenden Gewebe geleistete Arbeit ergibt sich aus den schon oben angeführten und anderen Beispielen, die bei Gelegenheit der Spannungszustände, des Wachsens, der Bewegungsvorgänge u. s. w. Erwähnung finden werden. Hinsichtlich dieser zumeist sehr lückenhaften Bestimmungen sei hier nur bemerkt, dass die eigentliche Wachsthumsarbeit nicht gemessen wird, wenn das zur Verhinderung des Wachsens nöthige Gegengewicht bestimmt

---

1) Naumann, Allgem. u. phys. Chem. 1877, p. 522.

2) Vgl. Pfeffer, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 7, p. 833. Osmot. Untersuchungen 1877, p. 228.

3) Vgl. Nägeli, Theorie d. Gährung 1877, p. 51, u. Sitzungsber. d. Bair. Akad. 3. Jan. 1880, p. 129.

wird, da nunmehr die mit der Ausführung des Wachsthums zusammenhängenden Vorgänge wegfallen.

Die gesammten inneren Leistungen dürften in Pflanzen nicht geringer sein, als in Thieren, deren äussere Arbeit bei freier Bewegung im Allgemeinen die äussere Arbeit der Pflanzen wohl übertrifft. Ein constantes Verhältniss zwischen innerer und äusserer Arbeit kann nicht bestehen, da letztere mit den gebotenen Widerständen variabel gemacht werden kann. Mit dem Entwicklungsgang ändern sich die Vorgänge im Organismus, und deshalb muss der für bestimmte Prozesse nöthige Kraftaufwand zeitlich veränderlich sein. Deshalb wird aber auch die einer einzelnen Quelle entstammende lebendige Kraft nicht dauernd in derselben Weise Verwendung finden. Halten wir uns an die Athmung, so hört mit dem Wachsen das Athmen nicht auf, ferner wird ein verhältnissmässig grosser Bruchtheil der durch Athmung gewonnenen Energie im Spadix der Aroideen, nachdem das ausgiebigste Wachsthum dieses vorbei ist, zur Erzeugung von Wärme verwandt, und das Verhältniss zwischen Athmung und Wachsthum ändert sich mit der Temperatur (I, § 73). Hieraus ergibt sich von selbst, dass die Relation zwischen Athmung und Wachsen (oder Trockensubstanz) nach inneren und äusseren Ursachen variabel ist (I, p. 57). Es lässt sich Gleiches aus Erfahrungen ableiten, wenn man etwa osmotische Leistungen und Wachsen miteinander vergleicht.

Im Allgemeinen arbeitet die Pflanze sehr ökonomisch, da relativ wenig Energie nach Aussen verloren geht. So wird, falls keine Erwärmung stattfindet, die der Athmung entstammende lebendige Kraft gänzlich zu Arbeitsleistungen in der Pflanze benutzt. Allerdings entsteht freie Wärme, aber diese wird zur Verdampfung von Wasser verwandt und geht erst dann für die Pflanze verloren, wenn mit Hemmung der Transpiration die Temperatur der Pflanze sich über die der umgebenden Luft erhebt. Der mechanische Quotient — der Quotient aus aufgewandter lebendiger Kraft in den erzielten mechanischen Effekt — stellt sich also für Pflanzen günstiger, als für warmblütige Thiere oder gar für Maschinen, deren Arbeitsleistung immer nur ein Bruchtheil der Betriebskraft ist. Das obige Beispiel zeigt zugleich, was auch aus anderen Erfahrungen abzuleiten ist, dass der mechanische Quotient nach den gebotenen Verhältnissen einen verschiedenen Werth annimmt. Nähere Studien sind hierüber nicht gemacht, und so lässt es sich, nach Analogie der u. a. an Muskeln[1]) gewonnenen Erfahrungen, nur als wahrscheinliche Vermuthung aussprechen, dass die Pflanze gegen grössere Widerstände energischer und sparsamer arbeitet, als gegen geringere Widerstände. Ebenso fehlt es noch an sicheren Erfahrungen, in wie weit im Hungerzustand in der Pflanze Stoffwechsel und Kraftwechsel, welche ja stets in gegenseitigem Abhängigkeitsverhältniss stehen, zu möglichstem Nutzen der Pflanze sich gestalten.

---

1) Fick, Archiv f. Physiologie 1877, Bd. 16, p. 89.

Kapitel II.

Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse des Pflanzenkörpers.

Die Festigung der Pflanze.

§ 2. Jede Pflanze und jeder Pflanzentheil muss natürlich genügende Festigkeit besitzen, um die ihm eigene Gestaltung bewahren und den Eingriffen ausreichend widerstehen zu können, welche, extrem gesteigert, ein Zerreissen, Zerbrechen oder Zerquetschen erzielen. Die Ansprüche, welche in dieser Hinsicht an Pflanzen und ihre Theile gemacht werden, sind selbstverständlich in hohem Grade verschieden und auch nach äusseren Verhältnissen sehr variabel. Der Stamm eines Eichbaumes hat nicht nur die Last der Krone zu tragen (strebfest zu sein), sondern muss auch die genügende Biegungsfestigkeit besitzen, um dem Sturme zu trotzen, der ihn zu zerbrechen bestrebt ist. Hinsichtlich der Biegungsfestigkeit werden gewöhnlich an die Wurzel geringere Anforderungen gestellt, während sie longitudinalen Druck auszuhalten hat und durch entsprechenden Zug (Zugfestigkeit) in oft hohem Grade in Anspruch genommen wird, wenn der gebeugte Stamm bestrebt ist, die Wurzel aus dem Boden zu reissen.

Ebenso müssen Zweige, Blätter, Früchte, überhaupt alle Glieder eines Pflanzenkörpers, resp. der sie tragenden Theile, eine je nach Gewicht, Lage u. s. w. veränderliche Zug-, Druck- oder Biegungsfestigkeit besitzen. Reichen auch an kleineren Pflanzentheilen absolut geringere Widerstandskräfte aus, so müssen diese deshalb doch relativ nicht unansehnlicher sein, als für mächtige Pflanzenkörper. Auf die an Steinen im schäumenden Gebirgsbach haftenden Algenfäden wirken Zug und Beugung in oft mächtigem Grade, und verhältnissmässig unansehnlich ist die Last nicht, welche eine fruchttragende Hyphe eines Mucor zu tragen hat. Uebrigens bedarf es eines weiteren Ausmalens hier nicht, da die Gestalt und Lage der Pflanzentheile und die Rücksicht auf das umgebende Medium leicht zu erschliessen gestattet, welche Art von Widerstandsfähigkeit vorzüglich in einem Pflanzengliede in Anspruch genommen wird. Die nur an einer Stütze sich erhebenden Ranken- und Schlingpflanzen lehren zugleich, dass nicht jeder Pflanzenstengel die genügende Tragfähigkeit besitzt, um ohne fremde Hülfe sich aufrecht zu erhalten. Diese Hülfe gewährt nicht wenigen submersen Pflanzen der Auftrieb, welcher durch ihr hinter dem Wasser zurückbleibendes spezifisches Gewicht erzielt wird.

Wie im Näheren bei Besprechung der Gewebespannung erörtert werden soll (II, Kap. III), entspringen oft mächtige Zug- und Druckkräfte aus dem Verband von Elementarorganen und Gewebecomplexen, die eben vermöge gegenseitiger Verkettung gehindert werden, die Gestaltung anzunehmen, welche sie nach dem Isoliren anstreben. Auch wird in den turgescenten Zellen die Wandung durch zuweilen sehr ansehnlichen osmotischen Druck gedehnt. Dass diese

Dehnung unter Umständen ausreichen kann, um die Zellhaut zu zersprengen, zeigt das durch Einbringen in Wasser erzielte Zerplatzen nicht weniger Pollenkörner.

Zur Erreichung eines festeren Aufbaues bedarf es in der Pflanze durchgehends der Zellwandungen, denn die geringe Cohäsion des Protoplasmas gestattet wohl dem Plasmodium eines Myxomyceten u. s. w., eine gewisse Eigengestaltung anzunehmen, vermag indess einem einigermassen ansehnlichen Zug oder Druck nicht zu widerstehen (I, § 7). Deshalb vermögen Primordialzellen grössere und ansehnlich in die Luft sich erhebende Pflanzenkörper nicht zu bilden, vielmehr werden durchgehends vermittelst Zellwandung die Kammern aufgebaut, innerhalb welcher die lebendigen Protoplasma-Organismen eine für ihre Existenz und Thätigkeit geeignete Stätte finden.

In einem Baumstamm, der sich nach dem Tode noch aufrecht erhält, reicht schon zur Erzielung solcher Straffheit die Tragfähigkeit der Zellwandmassen aus. Dagegen lehrt die Schlaffheit welkender Pflanzen, dass in vielen nicht verholzten Gewächsen nur unter Mitwirkung eines genügenden Turgors die unter normalen Verhältnissen bestehende Straffheit und Tragfähigkeit erlangt wird. Hier sind die gleichen Ursachen wirksam, welche eine schlaffe Thierblase straff und widerstandsfähig machen, wenn Wasser oder Luft in dieselbe gepresst wird. Wie die so durch hydrostatischen Druck erzielte Straffheit, muss aber auch auf anderem Wege erzeugte Spannung, also die zwischen Gewebecomplexen bestehende Spannung, einen gewissen Einfluss auf die Biegungsfestigkeit der Gewebe haben. Während also in der That die Straffheit dünnwandigerer Zellen, und dem entsprechend von Geweben, durch Turgor erreicht ist, wird im Allgemeinen damit die Zugfestigkeit der Zellen vermindert, indem ja ein Theil der zur Zerreissung der Wandung nöthigen Dehnkraft durch die osmotische Spannung erzielt wird.

Eine Zelle hat natürlich für die Festigung einen ungleichen Werth, je nachdem ihre Wandung durch Verdickung oder durch spezifische Qualität des Materials in höherem oder geringerem Grade tragfähig ist. In dieser Hinsicht finden sich im Allgemeinen Unterschiede, wo eine Gewebedifferenzirung Platz griff. und bekanntlich finden sich ausser im Holze auch in der Rinde der höheren Pflanze gewöhnlich dickwandigere und dünnwandigere Elementarorgane vereinigt. Offenbar werden aber mit ansehnlicher Wandverdickung die Elementarorgane eine weniger günstige Behausung für den lebendigen Protoplasmakörper, der vielfach frühzeitig in starkwandigen Zellen abstirbt, wie z. B. in den Bastfasern und den übrigen sclerenchymatischen Fasern und Zellen des Rindengewebes, in Holzfasern u. s. w. Während mit der Arbeitstheilung Elementarorgane für bestimmte Funktionen, hier also für Festigung, geeigneter werden, büssen sie an anderen Eigenschaften ein, und offenbar muss ansehnliche Wandverdickung die diosmotische Austauschfähigkeit mit der Umgebung beeinträchtigen. In dieser Hinsicht dürften auch die lebendig bleibenden Collenchymgewebe und andere Zellen eine Einbusse erleiden, während sie durch Wandverdickung ein besseres Festigungsgewebe, also durch gegenseitige Concession für verschiedene Funktionen dienstbar werden.

Wenn aber auch vorwiegend bestimmte Complexe dickwandiger Elementarorgane die Festigkeit der Glieder eines Pflanzenkörpers bedingen, so ist

doch das zartwandige und für sich schon durch verhältnissmässig geringeren Zug zerreissende Parenchym für die genügend tragfähige Construction des Ganzen von wesentlicher Bedeutung. Denn das Welken eines Blattes oder eines krautigen Sprosses wird wesentlich oder auch ausschliesslich durch sinkenden Turgor im Parenchym bedingt, das als Füllgewebe zwischen dem Adernetz des Blattes oder den Gefässbündeln und sclerenchymatischen Strängen des Stengels vorhanden ist. Besonders in letzterem verlaufen die Fibrovasalstränge und sclerenchymatischen Stränge oft auf weite Strecken ganz getrennt, und werden nicht selten allein durch zartwandiges, turgescentes Parenchym zu dem einheitlich wirkenden Balkensystem vereinigt. Das so zusammenschliessende Parenchym kann übrigens, wie leicht einzusehen, einer Compression einen hohen Widerstand entgegensetzen, wenn auch bei longitudinalem Zug leicht eine Zerreissung erfolgt, der in der Pflanze eben durch die Vereinigung mit zugfesten Geweben vorgebeugt ist.

In der Vertheilung der festigenden Elementarorgane machen sich vielfach zweckmässige Anordnungen bemerklich, die, insbesondere wo es sich um Biegungsfestigkeit handelt, erkennen lassen, dass die Erreichung entsprechender Widerstandsfähigkeit mit möglichst wenig Aufwand dickwandiger Elemente angestrebt wird. Dieses wird aber durch möglichst peripherische Lagerung der zugfesten Elemente erreicht, deren Querverbindung dabei zum Zusammenhalt bei Beugungen genügend (schubfest) sein müssen. Gleiche Anordnung des Constructionsmateriales wird ja auch zu gleichem Zwecke in der Technik gewählt. Denn, wie mechanisch leicht darzuthun ist, zerbricht ein cylindrischer Eisenstab bei geringerer Belastung, als ein hohles Rohr bei gleichem Wandungsquerschnitt. Ferner wird bei gleichem Querschnitt der I-förmige Balken eine höhere Belastung ertragen, und eine dem entsprechende Anordnung findet sich nicht selten in langen Blättern und flächenförmig ausgebildeten Stengeln, in denen insbesondere die wesentlich festigenden Elemente gegen die Flächen gerückt werden, so dass gleichsam ein System von I-förmigen Trägern zu Stande kommt, deren Querverbindung parallel zum Querschnitt des Blattes, resp. des Stengels gestellt ist. Wird aber wesentlich nur Zugfestigkeit in Anspruch genommen, so ist nur die Grösse der Querschnittsfläche, nicht die Form eines Balkens für den Widerstand entscheidend. Dem entsprechend pflegen die Wurzeln (übrigens auch die Stengel mancher Wasserpflanzen) eine mehr oder weniger centrale Anordnung der Gefässbündel, überhaupt der festigenden Elementarorgane zu besitzen, und auch in Rhizomen macht sich eine derartige Tendenz gegenüber den oberirdischen Stengeln derselben Pflanze bemerklich.

Insbesondere in krautigen Stengeln der Monocotyledonen ist vielfach, wie durch Schwendener's Untersuchungen bekannt ist, die peripherische, zur Erreichung hoher Biegungsfestigkeit zweckmässige Lage der zugfesten Gewebe sehr evident. Eine vortheilhafte Anordnung wird auch in Blättern und Blattstielen von Monocotylen und Dicotylen vielfach bemerklich und fehlt in krautigen Stengeln von Dicotylen nicht. In diesen treten ausserhalb der Gefässbündel freilich sclerenchymatische Stränge seltener auf, während Collenchymgewebe häufiger in peripherischer Lagerung erscheint und im Vereine mit den freilich zumeist schon mehr nach Innen gerückten Fibrovasalsträngen das wesentlich zugfeste Material vorstellt. Mit dem Dickenwachsthum übernimmt dann in Bäumen und

Sträuchern mehr und mehr die Festigung der Stämme der zunehmende Holzkörper, welcher bei Monocotylen in dieser Hinsicht weniger bedeutungsvoll als bei den Dicotylen zu sein pflegt.

Der Aufbau einer Pflanze kann aber nicht nur auf Festigung, sondern muss insbesondere auch auf Funktionstüchtigkeit berechnet sein. Da dieserhalb u. a. die chlorophyllführenden Gewebe eine peripherische Lagerung anstreben, werden im Allgemeinen die für den Organismus besten Verhältnisse durch gegenseitige Concessionen der ungleichwerthigen Gewebe herstellbar sein. In diesem Sinne ist es aufzufassen, wenn die Festigungsgewebe mit anderen, zu ernährungsphysiologischen Zwecken tauglicheren Geweben sich in die Peripherie theilen, oder wenn letztere eine Hülle um die etwas nach Innen gerückten Festigungsgewebe bilden. In der That bieten insbesondere die auf Biegungsfestigkeit berechneten Stengel von Monocotylen vielfache Beispiele derartiger Concessionen, und das Zurückweichen der festigenden Gewebe in den wesentlich nur zugfest zu construirenden Pflanzengliedern ist dem entsprechend auch als eine für die Pflanze vortheilhafte Anordnung anzusehen.

Die auf Biegungsfestigkeit berechnete Anordnung ist im Allgemeinen geeignet, höheren Widerstand einem radial gerichteten Druck entgegenzusetzen. Uebrigens vermag solches auch durch eine Widerlage gestütztes dünnwandiges Parenchym, und selbst eine einzelne Zelle widersteht einer höheren Compression, sofern eine ansehnliche Turgorkraft die Wandung spannt. In den grossen Zellen einer Caulerpa dienen ausserdem quer eingesetzte, den Zellraum durchziehende Balken [1]) zur Aussteifung des Zellhautschlauches.

Durch das Zusammenfügen mit festigenden Elementarorganen wird aber nicht nur die genügende Tragfähigkeit des Ganzen erreicht, sondern auch Schutz für die am Aufbau betheiligten, weniger resistenten Elemente gewonnen. Abgesehen davon, dass in den auf höheren Widerstand berechneten Stengeln u. s. w. das zartwandigere Gewebe für sich durch die wirksamen Zug- und Druckkräfte zerrissen werden würde, kommen noch durch besondere Anordnungen lokale Schutzeinrichtungen zu Stande, die bisher noch weniger beachtet wurden [2]). Wie der Gefässbündelcylinder der Dicotylen für das umschlossene Mark, bilden offenbar allgemein Sclerenchymscheiden eine schützende Hülle für den umkleideten Raum. Dieser muss dabei nicht immer von einem Gewebecomplex erfüllt sein, denn z. B. in den Nadeln von Pinus sylvestris wird der Harzgang von einer Scheide aus Sclerenchymfasern umgeben [3]). Als ein weiteres Beispiel mag noch auf den Schutz hingewiesen sein, welcher für die zartwandigen Siebtheilelemente aus der Wechsellagerung mit Bastfasergruppen im Phloem des Stengels der Linde und anderer Pflanzen entspringt.

Die auf Festigung berechnete mechanische Construction der höheren Pflanzen wurde zuerst, insbesondere für Monocotylen, von Schwendener [4]) ausführlich behandelt. Dieser nannte Stereiden die einzelnen festigenden Zellen, Stereome die Constructionstheile des

---

1) Vgl. Schacht, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 344.

2) Vgl. Schwendener, Das mechan. Princip im Bau der Monocotylen 1874, p. 135 u. 159.

3) Vgl. Thomas, Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 48.

4) L. c., vgl. auch G. Haberlandt, Die Entwicklungsgesch. d. mechan. Gewebesystems 1879. Ueber Collenchym vgl. Ambronn, Sitzungsber. d. Bot. Vereins f. Brandenburg 1880, Bd. 22, p. 46.

mechanischen Systems und Mestom die nach Abzug der Stereome bleibenden Theile der Fibrovasalstränge. Die Stereiden sind durchgehends dickwandigere Zellen, zu denen demgemäss im Gefässbündel wesentlich die Bastfasern und dickwandigen Holzfasern, ausserdem Stränge aus sclerenchymatischen Elementen in der Rinde, sowie die Collenchymgewebe in dieser zählen, doch wirken auch andere widerstandsfähige Wandungen, wie die der Epidermis, mehr oder weniger festigend, und für die Construction des Ganzen sind, wie oben hervorgehoben wurde, auch die dünnwandigen turgescenten Zellen von Bedeutung. Da selbst die exquisit festigenden Elemente noch anderen Functionen dienen, das Collenchym z. B. längere oder kürzere Zeit chlorophyllführend ist, die Holzfaserwandungen die Wasserleitung vermitteln, so müssten diese bald dem mechanischen Systeme, bald einem anderen Functionssystem beigezählt werden, je nachdem diese oder jene Bedeutung zum Eintheilungsprincip gewählt wird, und als solches ist Assimilation, Aufspeicherung von Reservestoffen, Wasserleitung u. s. w. ebenso berechtigt, als die Festigkeitsconstruction. Deshalb schliesse ich mich hier auch nicht dem Vorschlage Schwendener's an, die Gewebe nach ihrer mechanischen Bedeutung zu gruppiren, halte mich vielmehr mit de Bary[1]) an die ältere topographisch-anatomische Eintheilung. Wenn hiernach morphologisch ungleichwerthige Gewebe gleichwerthig functioniren, und ungleiche Functionen Geweben gleicher Dignität zufallen, so gilt Gleiches für alle nach morphologischen Principien gewonnenen Eintheilungen. Die Production organischer Substanz wird sowohl durch Blätter als durch Flachstengel in hervorragender Weise vermittelt, Nährstoffe werden sowohl durch Rhizome als durch Wurzeln aus dem Boden oder aus Wasser aufgenommen, und bei Salvinia functionirt das Wasserblatt in gleichem Sinne. Es ist dieses eben Folge davon, dass auf morphologisch gleichen Ursprung zurückführende Organe verschiedenen Zwecken angepasst sind, wobei übrigens gewöhnlich die Arbeitstheilung in der Pflanze selten so weit geht, dass nur einer einzigen Function dienstbare Organe gewonnen werden.

Da somit Gestalt und Structur von der Function, diese aber auch von jener abhängt, so kann ein causales Verständniss eines Organes nur bei gleichzeitiger Berücksichtigung der morphologischen und physiologischen Eigenheiten erzielt werden. Eine übersichtliche Eintheilung dürfte für die Gewebe und manche andere Dinge zur Zeit aber nur nach morphologischen Principien möglich sein. Natürlich aber ist es geboten, die bestimmten Functionen dienstbaren Gewebe und Pflanzenglieder aufzusuchen und vergleichend zu studiren, somit auch zu ermitteln, wie sich während der Entwicklung Gestalt und Function ändert. In diesem Sinne wird man auch von einem Durchlüftungssysteme, mechanischem Systeme u. s. w. stets reden, wenn auch die einzelnen Glieder und Gewebecomplexe einer Pflanze nach morphologischen Principien benannt sind.

Wie im Einzelnen die festigenden Systeme in Stengel, Blättern, Wurzeln u. s. w. angeordnet sind, kann hier nicht behandelt und muss in der bezüglichen Literatur nachgesehen werden[2]). Die bei biegungsfester Construction angestrebte peripherische Anordnung der festigenden Elemente demonstrirt unmittelbar der hohle Grashalm, dessen Knoten die Schubfestigkeit verstärken und somit ein Einknicken beim Beugen erschweren. Im Halme von Juncus sind ähnliche Anordnungen der Festigungsgewebe zu finden, doch ist hier der nicht gegliederte Halm von Mark erfüllt, oder mit einem System von Querplatten aus Markgewebe versehen. In Stengeln von Gramineen, Cyperaceen u. a., deren Internodien an der Basis längere Zeit intercalar wachsen, wirken die umhüllenden Blattscheiden verstärkend, und diese sind besonders bei Gramineen über den Knoten fester gebaut. Bei Tradescantia erecta, der Blattscheiden fehlen, ist die Verstärkung der intercalaren Wachsthumszone durch eine Dickenzunahme erreicht (Schwendener, l. c., p. 94). Ein schönes Beispiel einer auf Druckfestigkeit berechneten Construction bieten die nadelförmigen Blätter von Hakea brachyrhyncha u. a.[3]), in denen zwischen Epidermis und einem inneren Gewebecylinder

---

1) Anatomie 1877.

2) Schwendener, l. c., de Bary, Anatomie 1877, p. 433 u. a.; auch Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, 2. Aufl., p. 583. — Eine Behandlung der mechanisch maassgebenden Principien, ausser bei Schwendener, in Weisbach, Lehrb. d. Ingenieur- u. Maschinenmechanik. Auch elementar behandelt in Buff, Lehrb. d. physikal. Mechanik 1874.

3) Abbildg. z. B. Mohl, Vermischte Schriften 1845, Taf. VII, Fig. 2.

sclerenchymatische Zellen wie Radspeichen eingesetzt sind, zwischen denen sehr lockeres zartwandiges Parenchym einen geschützten Platz findet.

Einem mechanischen vortheilhaften Bau entspricht auch die Verjüngung von Pflanzenstengeln nach der Spitze hin, an der ja geringere Lasten und diese zudem an einem kürzeren Hebelarm angreifen. In einigen Versuchen Schwendener's (l. c., p. 98, 161) erwiesen sich die in horizontaler Lage an dem freien verjüngten Ende belasteten Halme von Gramineen und Cyperaceen wenigstens annähernd als Träger gleicher Oberflächenspannung. An den Blättern von Phormium tenax u. a. wird der basale Theil tragfähiger, indem die beiden Blattflächen sich aufrecht zusammenneigen und eine im Querschnitt dreieckige Gestaltung erreicht wird. Ueber die mechanische Construction von Blattstielen u. s. w., sowie über die genügend festigende Verbindung von Mutter- und Tochterspross finden sich bei Schwendener (p. 138) weitere Mittheilungen.

Die auf Beugung und Zusammendrücken berechnete Construction vermag im Allgemeinen auch entsprechenden Widerstand einer Torsion entgegenzustellen, die ja in jene beiden Componenten zerlegt werden kann. Leicht einzusehen ist, dass der Verband prosenchymatischer Zellen durch einen Zug schwieriger, als der Verband parenchymatischer Zellen, zerrissen wird. Die Verwendung von Sclerenchymfasern zu biegungsfesten und zugfesten Constructionen ist somit eine zweckmässige Anordnung, um so mehr, als damit auch Druckfestigkeit erreicht wird, die allerdings auch durch Zusammenfügen parenchymatischer Bausteine erzielt werden kann.

Elastizität und Cohäsion der Zellhäute.

§ 3. Die Elastizitäts- und Festigkeitsverhältnisse der Zellwandungen müssen jedenfalls bekannt sein, wenn die bezüglichen Eigenschaften der Gewebe in die bestimmenden Factoren zergliedert werden sollen, unter denen weiter insbesondere der Turgor und die Art der Zusammenfügung gleichwerthiger und ungleichwerthiger Elementarorgane ins Gewicht fallen. Wesentlich kommen in den lebensthätigen Pflanzen ganz oder theilweise mit Wasser imbibirte Membranen in Betracht, auf welche deshalb in Folgendem insbesondere Rücksicht genommen ist.

Die wesentliche Aenderung der Cohäsionsverhältnisse organisirter Körper mit dem Trocknen zeigt die Erfahrung, dass die im imbibirten Zustand biegsamen und theilweise sehr geschmeidigen Zellwandungen mit dem Wasserverlust spröde werden. Gleichzeitig hiermit wächst, soweit die Erfahrungen reichen, die Cohäsion, so dass also die Zerreissungsfestigkeit und ebenso der Elastizitätsmodulus zunehmen, während die Dehnbarkeit vermindert wird. Sehr weitgehend ändern sich insbesondere die Cohäsionsverhältnisse stark quellender Membranen, und nach Imbibition mit Wasser zerreisst eine Laminaria schon bei geringem Gewicht.

Die Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse der imbibirten Zellhäute bieten überhaupt spezifische Unterschiede. Dieses geht wenigstens evident aus den vorliegenden Untersuchungen hervor, welche freilich nicht immer exacte Werthe lieferten, weil öfters nicht eine einzelne Zellwandung, sondern ein Gewebecomplex der Untersuchung unterworfen und eine genaue Bestimmung des Querschnitts der wirksamen Zellhaut wohl keinmal ausgeführt wurde.

Die Dehnbarkeit von ganzen Holzmassen und ebenso von Sclerenchymfasern ist nur gering; für letztere konnte Schwendener[1]) im Maximum eine Verlänge-

1) L. c., p. 14.

rung um 1,5 Proc., im Minimum um 0,44 Proc. bei Dehnung bis zur Elastizitätsgrenze finden. Dagegen besitzen die Staubfäden der Cynareen sehr dehnbare Wandungen, die z. Th. sicher eine elastische Dehnung um 100 Proc. vertragen. Bemerkenswerth ist, dass wenigstens in diesen Zellwandungen, bei Belastung bis zur Zerreissung, die Elastizitätsgrenze nicht oder kaum überschritten wird, dass also Tragmodul und Festigkeitsmodul (absolute Festigkeit) nahezu zusammenfallen. Allerdings gilt dieses nicht allgemein, denn nach Ambronn[1]) wird die Elastizitätsgrenze von Collenchymzellen schon bei einer Belastung von 1—2 Kilo pro qmm überschritten, während ein Zerreissen erst bei 8—12 Kilo erfolgt. Vielleicht ist ein derartiges Verhalten verbreiteter in den noch in die Fläche wachsenden Zellhäuten, und jedenfalls ist es bedeutungsvoll für das Collenchym. Denn während dieses erheblich zur Festigung noch wachsender Pflanzentheile beiträgt, wächst es doch mit diesen, eben weil es durch die in der Pflanze wirksamen Zugkräfte genügend, und zwar nach Ambronn über die Elastizitätsgrenze gedehnt wird (vgl. II, § 16). Andrerseits ist das annähernde Zusammenfallen von Tragmodul und Festigkeitsmodul für die Dauergewebe bedeutungsvoll, da zur Erzielung eines stabilen Baues im Allgemeinen doch nur innerhalb der Elastizitätsgrenze belastet werden darf.

Das Tragmodul verholzter und sclerenchymatischer Zellen kann aber das des Schmiedeeisens (17 Kilo) übertreffen und selbst dem des Stahls (24,6 Kilo) gleichkommen, da Schwendener (l. c.) fand, dass Sclerenchymfasern pro qmm mit 15—20 Kilo, vereinzelt bis 25 Kilo belastet werden konnten. Dagegen ist das Festigkeitsmodul für Schmiedeeisen (40,9 Kilo) und für Stahl (82 Kilo) wesentlich höher, da eben für jene Zellhäute Tragmodul und Festigkeitsmodul nahe zusammenfallen. Nach Versuchen von Weinzierl[2]) ist z. B. für die festigenden Zellen in den Blättern von Phormium tenax, resp. Allium porrum, das Tragmodul 20,33 Kilo, resp. 14,71 Kilo, das Festigkeitsmodul 25,41, resp. 17,6 Kilo. Schon vorhin sind die grösseren Differenzen zwischen Tragvermögen und absoluter Festigkeit im Collenchym erwähnt, dem aber immerhin noch ein ansehnliches Festigkeitsmodul zufällt. Dieses ist in dem gequollenen Laube von Laminaria gering, da nach Reinke[3]) schon die Belastung von 1 Kilo zum Zerreissen eines Bandes von 1 qmm Querschnittsfläche ausreichte. Zu gleichem Zwecke bedurfte es bei trockener Laminaria 10 Kilo, und auch Weinzierl (l. c.) fand allgemein, jedoch in geringerem Grade, für Festigungszellen eine Zunahme des Tragmoduls und Festigkeitsmoduls mit der Abnahme des Imbibitionswassers[4]).

Die Existenz spezifischer und gradueller Unterschiede des Tragmoduls und Festigkeitsmoduls unterliegt also keinem Zweifel, doch ist allerdings der Werth dieser Grössen für viele Fälle unermittelt. So ist es auch unbekannt, wie hoch

---

1) Sitzungsber. d. Bot. Vereins f. Brandenburg 1880, Bd. 22, p. 48.

2) Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1877, Bd. 76, Abth. I, p. 411.

3) Unters. über d. Quellung 1879, p. 30.

4) Es scheint dieses ganz allgemein für organisirte, auch für die aus dem Thierreich stammenden Körper zu gelten. Wertheim, Annal. d. chim. et d. phys. 1847, III sér., Bd. 21, p. 396. Nach den Erfahrungen Weinzierl's (l. c., p. 460) würde übrigens das Festigkeitsmodul bei einem gewissen Wassergehalt höher sein, als in völlig trockenen Objekten. Immerhin muss es fraglich bleiben, ob diese für die festigenden Gewebecomplexe verschiedener Blätter gewonnenen Resultate auch für ein isolirtes Zellhautstück gelten.

die bezüglichen Werthe für die Wandungen zartwandiger Parenchymzellen ausfallen, die immerhin ansehnliche Festigkeit haben dürften, wenn sie wohl auch in dieser Hinsicht die Häute sclerenchymatischer Zellen nicht erreichen. Für Epidermiszellwandungen verschiedener Blätter von Monocotylen hat Weinzierl (l. c., p. 450) ein Festigkeitsmodul zwischen 1,3 und 7,2 Kilo gefunden. Vermöge solcher Cohäsion wirken aber die Epidermiswandungen jedenfalls auch nennenswerth mit an der Festigung der Blätter.

Innerhalb der einzelnen Zellwandung bestehen offenbar vielfach Unterschiede der Cohäsions- und Elastizitätsverhältnisse. Denn diese sind sicher nicht gleich in den ungleich wasserreichen Zonen einer Zellwandung, und werden in Cuticula und Cuticularschichten im Allgemeinen einen anderen Werth haben, als in nicht cuticularisirten Schichten.

Ferner haben sicher vielfach Cohäsions- und Elastizitätsverhältnisse in Richtung verschiedener Axen ungleiche Werthe, da solches im Allgemeinen überall zu erwarten ist, wo optisches Verhalten, Quellung u. s. w. eine Differenz nach 2 oder 3 Dimensionen bieten (I, § 3). Ueber Elastizität, Dehnbarkeit, Tragfähigkeit u. s. w.[1]) liegen aber in dieser Hinsicht nur mangelhafte Erfahrungen vor, obgleich es sich um ein für mancherlei Dinge, insbesondere für die Mechanik des Wachsens, wichtiges Thema handelt. Die elastische Dehnbarkeit der Zellwandung in den cylindrischen Zellen der Staubfäden von Cynareen ist offenbar viel ansehnlicher in einer mit der Längsaxe der Zelle parallelen, als in einer hierzu senkrechten tangentialen Richtung[2]). Denn nur so ist es verständlich, dass der Durchmesser der Zellen sich kaum ändert, wenn isolirte Zellen durch steigenden Turgor erheblich an Länge zunehmen. Dabei bewahren die Zellen ihre cylindrische Gestalt, während doch bei allseitig gleichmässiger Dehnbarkeit der Wandung durch Hervorwölben der Seitenwandung eine tonnenförmige Gestalt erreicht werden müsste, wie sie ein Kautschukschlauch ergibt, wenn Wasser in denselben gepresst wird, während die beiden Enden durch Aufbinden auf ein Glasrohr auf gleichem Durchmesser gehalten werden. Derartige Verhältnisse mögen wohl mitwirken, um u. a. an wachsenden und ausgewachsenen Algenfäden die cylindrische Form zu bewahren, die sowohl die Zellkette einer Spirogyra, als auch der einzellige Schlauch einer Vaucheria bietet. Hierbei handelt es sich um ungleiche Dehnbarkeit nach verschiedenen Axen derselben Zellhaut, nicht um differentes Verhalten verschiedener Wandstücke derselben Zelle, die gleichfalls mehr oder weniger weitgehende Unterschiede bieten können.

Aus technischen Rücksichten sind die Cohäsions- und Elastizitätsverhältnisse von Hölzern, Hanfseilen u. s. w. zwar vielfach geprüft worden[3]), doch können die Erfahrungen an ganzen Geweben nur theilweise zu Schlüssen auf die Qualität der einzelnen Wandung benutzt werden. Uebrigens ist auch durch derartige Versuche das ansehnliche Tragvermögen, der hohe Elastizitätsmodulus u. s. w. festgestellt, jedoch wurden für die Wandsubstanz selbst vergleichbare Werthe schon deshalb nicht erhalten, weil die von derselben bedeckte Fläche des Querschnitts unbestimmt blieb. Deshalb ist auch nicht zu sagen, ob und in wie

1) Hierher gehört auch, dass nach Mohl (Bot. Ztg. 1853, p. 775) Zellwandungen leichter in Richtung der Streifungen zerreissen.

2) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 110.

3) Lit.: Nördlinger, Techn. Eigenschaften d. Hölzer, 1860, und in den angeführten Werken von Weissbach, Buff u. s. w.

weit die für Splint- und Kernholz oder für Herbst- und Frühlingsholz gefundenen Unterschiede von der Qualität der bezüglichen Zellwandungen abhängig sind. In den Experimenten Schwendener's, Weinzierl's, Ambronn's wurden die Querschnittsflächen der wirksamen Wandsubstanz durch Messung möglichst genau bestimmt. Uebrigens gewähren auch diese Versuche nur Annäherungswerthe, und gelegentlich kann eine Trennung von Zellen mitgewirkt haben, da von den genannten Autoren Gewebecomplexe benutzt wurden, welche theilweise von fremdartigen Elementen möglichst separirt waren. Da im Uebrigen die experimentelle Ausführung sich den in der Physik zu gleichen Zwecken üblichen Methoden anschliesst, braucht hier nicht näher darauf eingegangen zu werden.

Da in den Staubfäden der Cynareen cylindrische und in Längsreihen verkettete Zellen vorliegen, so wird durch die Dehnung des ganzen Filamentes auch die Elastizität der einzelnen Zellwandungen gemessen. Da ich an Cynara scolymus neben der schon vorhandenen erheblichen Turgordehnung Verlängerungen innerhalb der Elastizitätsgrenze von 80 Proc. mass, so kommt einzelnen Zellwandungen sicher eine elastische Dehnbarkeit von mehr als 100 Proc. zu[1]. An diesen Staubfäden wurde eine Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze überhaupt nicht beobachtet, und ob eine solche in Staubfäden von Centaurea jacea erreicht wurde, welche nach weitgehender Dehnung eine bleibende Verlängerung von etwa 13 Proc. erfuhren, muss fraglich bleiben, da auch Zerreissungen einzelner Gewebe mitgewirkt haben könnten. Ausser für Staubfäden der Cynareen sind im hohen Grade dehnbare und elastische Zellwandungen für die Asci von Ascobolus und verschiedenen Discomyceten bekannt, die durch Turgor gedehnt werden und mit dem Hervorschleudern der Sporen aus einem sich bildenden Risse auf $^3/_4$ bis $^2/_3$ ihres bisherigen Umfanges plötzlich zusammenschnurren[2].

Zwischen Verlängerung und spannendem Gewicht scheint allgemein keine Proportionalität zu bestehen, vielmehr mit steigender Dehnung für gleichen Spannungszuwachs eine geringere Verlängerung erzielt zu werden. Diese wesentlich für animalische Objekte gewonnenen Erfahrungen[3] dürften wohl auch für vegetabilische organisirte Körper gelten. Dafür spricht auch eine allerdings nicht ganz beweisende Erfahrung, welche ich an den Staubfäden von Cynara scolymus machte (l. c., p. 108). Uebrigens handelt es sich nicht um eine ausschliessliche Eigenschaft der in Wasser quellungsfähigen Körper, da von einer gewissen Dehngrösse ab Villari[4] Gleiches für Kautschuk fand. Ob und in wie weit die Dehnung der festen vegetabilischen organisirten Körper mit kleinen Volumänderungen verknüpft ist, wurde noch nicht genügend untersucht. Dass mit der Beugung organisirter Körper Wassertheilchen von der concaven zur convexen Seite wandern müssen, wurde früher im Vereine mit anderen bezüglichen Verhältnissen behandelt (I, § 5). Ein weiteres Eingehen auf die besonderen Modalitäten, welche bei Beugung, Torsion, Compression in Betracht kommen, ist nicht geboten. Ebenso mag hier der einfache Hinweis genügen, dass in imbibirten organischen Körpern eine elastische Nachwirkung durchgehends ziemlich erheblich und ansehnlicher, als in den getrockneten Körpern zu sein scheint[5].

Die spezifischen Cohäsions- und Elastizitätsverhältnisse lassen sich aus anderweitigen bekannten Qualitäten nicht unbedingt voraussagen. Die sehr dehnbaren Wandungen der Parenchymzellen im Staubfaden der Cynareen besitzen ausserdem die Eigenschaften gewöhnlicher Cellulosewandungen. In diesen Objekten haben auch die etwas verholzten Elementarorgane des Gefässbündels eine erhebliche Dehnbarkeit, während ausserdem die verholzten Wandungen zumeist wenig dehnbar, dagegen in hohem Grade elastisch und tragfähig zu sein scheinen. Die cuticularisirten Zellhäute scheinen häufiger ein klein wenig dehnbarer als andere Wandungen zu sein[6], ohne entfernt solche Dehnbarkeit zu erreichen, wie sie auch den Epidermiswandungen in den Filamenten von Cynareen zukommt. Wie

---

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 106. Die hohe Dehnbarkeit dieser Filamente kannte schon Covolo (1764); vgl. Pfeffer, l. c., p. 81.

2) De Bary, Morphol. u. Physiol. d. Pilze 1866, p. 139.

3) Wertheim, l. c. Vgl. die den Muskel betreffenden Angaben in den Lehrbüchern der Thierphysiologie.

4) Annal. d. Phys. u. Chem. 1871, Bd. 219, p. 292.

5) Buff, Physik. Mechanik 1874, Bd. 2, p. 91; Reinke, Unters. über Quellung 1879, p. 17.

6) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 397.

auf gewisse andere Eigenschaften, hat ein weit gehendes Austrocknen auch auf die hier behandelten Verhältnisse Einfluss. Wenigstens fallen Elastizitäts-, Festigkeits- und Tragmodul nach Weinzierl (l. c., p. 456) für die Festigungsgewebe in Blättern etwas höher aus, wenn nach vorausgegangenem Trocknen ein gleicher Wassergehalt der Objekte hergestellt wird.

Aeussere Verhältnisse haben, wie auf die Ausbildung der Zellhaut überhaupt, auch einen Einfluss auf die Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse dieser, ohne dass die nächsten hierfür massgebenden Ursachen sich nach den bisherigen Erfahrungen präcisiren liessen[1]). Mangelhafte Beleuchtung scheint im Allgemeinen die Festigkeit der Zellwandungen zu beeinträchtigen. Ein Erfolg der Beleuchtung dürfte es wohl auch sein, dass nach Weinzierl (l. c., p. 439) die von der stärker beleuchteten Oberseite von Blättern entnommene Epidermis für die Wandungen einen etwas höheren Festigkeits- und Elastizitätsmodul ergab, als die Oberhaut der Schattenseite. — In welchem Sinne die Einlagerung von Mineralbestandtheilen, z. B. von Kieselsäure, auf die Eigenschaften der Zellhäute influirt, bleibt noch zu ermitteln. Mag auch das Tragvermögen vielleicht nicht wesentlich durch Einlagerung gewisser Mengen von Kieselsäure beeinflusst werden (vgl. I, § 52), so dürften irgendwelche Variationen der Cohäsions- und Elastizitätsverhältnisse doch wohl gewiss damit erzielt werden.

Die Bedeutung der Spannungen.

§ 4. Nach den für Zug und Druck allgemein gültigen Gesetzen werden natürlich die Zellwandungen auch durch die Spannungen in Anspruch genommen, welche innerhalb der Pflanze durch osmotischen Druck (Turgor), ferner durch den Verband von Geweben (Gewebespannung) und Zellhautschichten (Schichtenspannung) zu Stande kommen. Die einzelne Zelle oder ein Gewebecomplex, als Ganzes betrachtet, gewinnt aber durch diese Spannungen bemerkenswerthe physikalische Eigenschaften, die insbesondere in zartwandigen Zellen dadurch auffallen, dass ohne Turgor die Zellen schlaff sind, während mit zunehmendem osmotischen Druck der Widerstand steigt, welcher einem Beugung oder überhaupt eine Formänderung erstrebenden Eingriff entgegensteht.

Mit Erwerbung dieser Eigenschaften wird aber die Zugfestigkeit der Zellwandung um das Maass der bereits durch Turgor erzielten Dehnkraft herabgedrückt, und dasselbe gilt natürlich für jede auf anderem Wege, also auch für die durch Gewebe- oder Schichtenspannung erzielte Dehnung. Da jedenfalls das Festigkeitsmodul nicht erreicht werden darf, so ist die durch Turgorspannung (ebenso anderweitige Spannungen) erreichbare Beugungsfestigkeit in bestimmte Grenzen gewiesen, steht übrigens ausserdem in einem verwickelteren Verhältniss zu Elastizität, Dehnbarkeit und Festigkeit der Zellwandung, sowie zur Grösse und Gestaltung der Zelle. Unmittelbar ergibt sich aus der Erfahrung, dass der Turgor viel bedeutungsvoller für die Biegungsfestigkeit zartwandiger, als dickwandiger Zellen ist. Wie ferner ein hohles Blechrohr ohne quere Aussteifungen um so leichter einknickt, je länger es ist, erlangt auch der Turgor für Straffheit und Biegungsfestigkeit längerer Zellen eine höhere Bedeutung, und weiter kann die Festigkeit durch Turgorspannung relativ ansehnlicher in Zellen mit vollkommen elastischen Wandungen gesteigert werden.

---

1) Die Erfahrung F. Haberlandt's (Wollny's Forschungen a. d. Agrikulturphysik 1878, Bd. I, p. 415), dass die Bastfasern der unter verschiedenen Bedingungen kultivirten Hanfpflanzen verschiedene Tragfähigkeit besitzen, bietet zunächst kein besonderes physiologisches Interesse.

Analoges gilt übrigens auch für die aus dem Verband von Geweben und Zellhautschichten entspringenden Spannungen.

Auf eine nähere Entwicklung der hier im Allgemeinen angedeuteten Beziehungen kann hier nicht eingegangen werden. In dieser Hinsicht verweise ich auf Schwendener (Das mechan. Princip 1874, p. 101), der die fundamentalen Principien unter Zugrundelegung der Theorie des durch Axenkraft gespannten Balkens darlegte. Das Straffwerden mit zunehmenden Turgor demonstrirt leicht eine Thierblase oder ein Kautschukschlauch, in welchen Luft oder Wasser eingepresst wird. Selbst in solchem einfachen Falle, somit auch hinsichtlich der durch Turgor in Zellen erzielten Spannung, bestehen keine einfachen Beziehungen zwischen Dehnkraft (resp. Dehnung der Wandung) und Zunahme der Biegungsfestigkeit[1]), viel weniger gilt dieses für Gewebecomplexe, bei welchen ausser Turgor- und Gewebespannung auch der Verband der Elementarorgane wesentlich in Betracht kommt und sehr gewöhnlich auch dickwandigere Zellen mitwirken. Da Sclerenchymfasern, Holzfasern u. s. w. häufig abgestorben sind, geht ihnen natürlich eine Turgorspannung ab, und in transpirirenden Pflanzen besteht sogar voraussichtlich eine oft erhebliche negative Spannung der Luft (I, § 19), wodurch übrigens nach Obigem die Biegungsfestigkeit dieser dickwandigen Elementarorgane wenig beeinträchtigt wird.

Die Biegungsfestigkeit, Straffheit u. s. w. ist demgemäss in Gewebecomplexen eine Resultante aus verschiedenen Ursachen, insbesondere der Festigkeit der Wandungen, des Turgors, der Gewebespannung und des Verbandes der Elemente untereinander. Diese Factoren kommen aber in spezifisch ungleichem Verhältniss in Betracht und es ist u. a. klar, dass in Holzpflanzen die Festigkeit der Zellwandungen an der bestehenden Straffheit und Tragfähigkeit einen höheren Antheil hat, als bei Krautpflanzen. Wird durch eine Entziehung oder Zufuhr von Wasser die Biegungsfähigkeit modificirt, so bedarf es natürlich wieder besonderer Prüfung, in welchem Grade die obigen Factoren mitwirken. Denn mit dem Turgor ändert sich im Allgemeinen auch die Gewebespannung und die durch turgescente Gewebe vermittelte Aussteifung, endlich kann auch die Festigkeit der Wandung mit dem Wasserverlust einen etwas anderen Werth erreichen. Somit ist das Schlaffwerden welkender Krautpflanzen allerdings wesentlich von dem sinkenden Turgor abhängig, doch zugleich auch von den hiermit Hand in Hand gehenden Variationen anderweitiger Verhältnisse, und das Gleiche gilt für die Gewebe von Mimosa pudica, welche infolge eines Reizes durch sinkenden Turgor erschlaffen. Die Klarstellung dieser allgemeinen Verhältnisse ist insbesondere durch Nägeli und Schwendener (Mikroskop, I. Aufl.) angebahnt. Wenn Hofmeister[2]), mit auffallender Geringschätzung des Turgors, die Biegungsfestigkeit und deren Variationen auf Straffheit der Zellwandungen und die Erfolge der Gewebespannung zu schieben suchte, so bedürfen diese zum Theil ziemlich unklaren Auffassungen keiner besonderen Widerlegung.

Je kleiner eine Zelle ist, um so geringere Dehnung bringt ein gegebener hydrostatischer Druck hervor, und selbst dünnwandige Zellen vermögen deshalb einen hohen Turgor auszuhalten. Denn die in Richtung der Tangenten die Zellwand dehnende Kraft ist dem bezüglichen Krümmungsradius umgekehrt proportional, und der Längszug, welchen die Seitenwandung eines Cylinders erfährt, wird bestimmt durch den auf den Endflächen lastenden Druck, nimmt also wie die Querschnittsfläche ab[2]).

In jeder von der Kugelgestalt abweichenden turgescenten Zelle erfährt also die umgrenzende Zellwand nach verschiedenen tangentialen Richtungen einen mehr oder weniger ungleichen Zug. Dem entsprechend fallen selbst bei vollkommen gleicher Dicke und Qualität der Wandung die bezüglichen Dehngrössen verschieden aus, wenn der Turgor zunimmt oder abnimmt. Natürlich wird die

---

1) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop, II. Aufl., p. 404.
2) Pflanzenzelle 1867, p. 268 u. 273. Vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 147.
3) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop, II. Aufl., p. 412.

erreichte Dehnung und die entsprechende Dimensionsänderung der Zellaxen ferner durch die Wandungen bestimmt, deren Elastizität nach verschiedener Richtung ungleichen Werth haben oder deren Dicke an verschiedenen Flächenstücken der umgrenzenden Zellhaut ungleich sein kann. Das erreichte Maass der Dehnung ist aber ein bedeutungsvoller Factor für das Flächenwachsthum der Zellhaut, das (ceteris paribus) in Richtung der stärksten Dehnung begünstigt ist (II, Kap. IV).

Die Existenz ungleicher Cohäsion und Elastizität in Richtung verschiedener Axen einer Zellwand wurde schon in § 3 (Bd. I) besprochen. Ausserdem ist aber auch die eine Zelle umgrenzende Wandung an verschiedenen Stellen der Dicke oder der Qualität nach verschieden. Einseitig stärkere Verdickung der Wandung ist ja häufig und die Epidermiszellen können zugleich ein Beispiel hierfür, sowie für qualitative Differenz liefern, da die Aussenwandung ganz oder theilweise cuticularisirt ist. Diese Beschaffenheit besitzt u. a. die Aussenwandung eines Spirogyrafadens, dessen Querwände nicht cuticularisirt sind. Letztere sind eben, so lange sie im Faden zwei lebende Zellen trennen, wölben sich aber sogleich convex nach Aussen, wenn nach Zerschneiden einer Zelle die bezügliche Qerwandung seitens der lebendig gebliebenen Zelle einen einseitigen osmotischen Ueberdruck erfährt[1]). Ob die so demonstrirte grössere Dehnbarkeit der Querwand nur von der Dicke oder, was wahrscheinlicher, auch von der Qualität der Wandung abhängt, wird in diesem wie in jedem ähnlichen Falle zu entscheiden sein. Voraussichtlich ist es auch in der Qualität der Wandflächen bedingt, dass, wie de Vries[2]) fand, ganze Wurzeln und ebenso isolirte Zellen aus diesen mit steigendem Turgor merklich breiter (dicker) werden, während ihre Länge abnimmt und mit Senkung des Turgors die umgekehrte Aenderung erfahren. Die trotz des steigenden Turgors erzielte Abnahme der Höhe ergibt sich aus den gleichen Ursachen, welche bei gewaltsamer Längendehnung eines Kautschukschlauches dessen Verdünnung herbeiführen. Uebrigens muss der Durchmesser eines durch hydrostatischen Druck gedehnten Cylinders nicht nothwendig abnehmen, und die eventuelle Abnahme wird im Allgemeinen geringer ausfallen, als bei Dehnung durch ein angehängtes Gewicht, da durch den steigenden hydrostatischen Druck im Innern der Zelle eine Erweiterung des Durchmessers angestrebt wird. In den Staubfäden der Cynareen fand ich[3]) in der That den Durchmesser der cylindrischen Zellen nicht merklich verändert, wenn durch zunehmenden Turgor eine Dehnung um 10—20 Proc. erzielt wurde, während bei Dehnung der Filamente durch angehängtes Gewicht der Durchmesser der Zellen sich ansehnlich verminderte. Die Gestaltungen, welche frei liegende oder partiell durch Verkettung mit anderen Zellen an ihren freien Bestrebungen gehemmte Zellen durch elastische Dehnungen der Wandung anstreben, lässt sich nur unter bestimmten Voraussetzungen ableiten. Es kann in dieser Hinsicht auf Nägeli und Schwendener (l. c., p. 401) verwiesen werden.

In § 11 (Bd. I) ist dargethan, wie der osmotische Druck in Zellen entsteht, und dass aus der erzielten Dehnung von Zellwandungen umgekehrt auf die Höhe des osmotischen Druckes geschlossen werden kann. Ebenso ergibt sich aus dem dort Gesagten, dass der osmotische Druck und damit die Dehnkraft sinkt, wenn z. B. der osmotisch wirkende Körper in einen anderen minder wirksamen übergeht, oder wenn eine Lösung die Zellwand imbibirt, oder wenn die Zellhaut, etwa indem sie Wasser verdampft, dem Zellinhalt Wasser entzieht. Setzen wir nun den osmotischen Druck als constant voraus, so wird eine durch gewaltsame Dehnung erzielte Volumvermehrung des von der Zellhaut umspannten Raumes eine Senkung des Turgors herbeiführen, welche indess nur vorübergehend ist, wenn die Aufnahme von Wasser ermöglicht wird. Das Umgekehrte gilt natürlich für eine Compression, indem das ausfiltrirende Wasser den zuvorigen Druck wieder herstellt, wobei wir davon absehen, dass eine kleine Abweichung durch zunehmende Concentration der osmotisch wirkenden Lösung herbeigeführt wird. So wie Cylinder aus Metall und aus Kautschuk bei Dehnung eine

---

1) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 118.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 63. Die Dicke der Längs- und Querwände ist nicht controlirt.

3) Physiol. Unters. 1873, p. 103.

Volumzunahme erfahren, dürfte diese auch bei Dehnung von Schläuchen aus Zellhaut zutreffen[1], und demgemäss würden bei gewaltsamer Dehnung oder Compression die erwähnten vorübergehenden Turgorschwankungen eintreten.

Die Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse von Geweben.

§ 5. Die Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse der Stengel, Wurzeln, überhaupt ganzer Pflanzenglieder, wird man zunächst mit den für homogene Körper üblichen Bezeichnungen belegen und übrigens bestrebt sein müssen, sie als Resultante aus den bezüglichen physikalischen Eigenschaften der einzelnen Elementarorgane und der Art und Weise der Zusammenfügung dieser zu verstehen. Dass letztere von Bedeutung ist, ergibt sich schon zur Genüge aus dem in den vorigen Paragraphen Erwähnten, und ebenso folgt hieraus, dass schon in der einzelnen Zelle nicht allein die Zellhaut für den Complex physikalischer Eigenschaften bestimmend ist.

Ohne hier auf alle Verhältnisse einzugehen, sei doch bemerkt, dass selbst bei Längsdehnung eines Pflanzengliedes ein von Dehnbarkeit und Elastizität der Wandungen abweichendes Verhalten stattfinden kann. Denn z. B. in einem aus locker verbundenen, kugeligen Zellen gebildeten Gewebe wird die Verlängerung zum guten Theil von der Formänderung der Zellen abhängen, etwa ähnlich wie in einer aus Kautschukringen gebildeten Kette. Besteht aber ein Gewebe aus cylindrischen Zellen, so wird die der Längsaxe parallele Zellwand in gleichem Maasse wie der Stengeltheil gedehnt werden müssen, vorausgesetzt, dass keine Längenzunahme durch vorübergehende Verschiebungen oder durch Zerreissung des Verbandes zu Stande kommt[2]. Geschieht letzteres, so wird man allerdings zunächst von einer Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze des Pflanzengliedes sprechen, die indess ihre Erklärung in partieller Vernichtung des zuvorigen Zusammenhaltes findet. Ferner kann eine bleibende Verlängerung durch Wachsthum veranlasst werden, welches infolge der Dehnung beschleunigt oder überhaupt erst veranlasst wurde und insbesondere bei längerer Dehnung ausgiebig zu werden vermag.

Bei einer Compression können die turgescenten Zellen gleichfalls ihre Form und eventuell durch Wasserausgabe ihr Volumen ändern. Das trifft auch bei Beugungen auf der concav werdenden Seite ein, und hierbei kann die Zusammendrückung der Zellen eine sehr weitgehende werden, wie z. B. in den nicht wachsenden Bewegungsgelenken von Oxalis[3]. Natürlich wird hier gleichzeitig eine Dehnung auf der Convexseite erzielt, und im Allgemeinen wird Wasser aus den comprimirten Zellen ausgetrieben werden. Zum Theil deshalb, weil solcher Wasserwechsel Zeit erfordert, erweisen sich junge Wurzeltheile, Stammtheile, auch Wurzelhaare und Pilzhyphen bei plötzlicher Beugung spröde und zerbrechlich, während sie bei langsamer Wirkung weitgehende Biegungen vertragen. Der Turgor ist ja jedenfalls für dieses Verhalten mitbestimmend, da die Sprödigkeit mit dem Welken verschwindet, doch spielt auch die Qualität der Mem-

1) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 399.
2) Vgl. Nägeli u. Schwendener, l. c., p. 404.
3) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 70 u. Taf. I, Fig. 5.

bran eine wesentliche Rolle mit, wie sogleich einzellige und gleichfalls spröde Objekte (Wurzelhaare, Mucor) lehren. Mit der Zeit ändert sich die Beschaffenheit der Zellwandung, und die Sprödigkeit bei schneller Beugung wird weniger auffallend in älteren turgescenten Geweben.

Elastizität und Dehnbarkeit der Zellwandungen verschiedenen Alters nehmen aber ein höheres Interesse in Anspruch, da sie bedeutungsvoll für das Wachsthum der Membranen sind (II, Kap. IV). Ist nun auch der allmähliche Wechsel jener physikalischen Verhältnisse in dem Entwicklungsgang einer Zellhaut noch in keinem Falle ganz genau bestimmt, so sind doch die mit ganzen Pflanzengliedern angestellten Versuche im Stande, einige allgemein wichtige Verhältnisse aufzudecken. Bei Längsdehnung turgescenter Stengel oder Wurzeln wurde die grösste Dehnbarkeit in dem jungen Meristemgewebe, also bei apicalem Vegetationspunkt an der Spitze der Organe gefunden und nahm gegen die älteren Zonen hin ab, um endlich in den mehr oder weniger ausgewachsenen Partien auf die geringen Werthe zu sinken, welche zumeist im Dauergewebe beobachtet werden. Hört die gewaltsame Dehnung auf, so wird in den noch wachsenden Geweben die erzielte Verlängerung nur theilweise ausgeglichen, und gewöhnlich ist die bleibende Verlängerung am ansehnlichsten in den jugendlichsten Gewebepartien. Voraussichtlich hängt dieser Erfolg von den Zellwandungen ab, die demgemäss mit dem Alter an Dehnbarkeit verlieren, an Elastizität aber gewinnen und, indem Tragmodul und Festigkeitsmodul nahe zusammenfallen, eine Dehnung über die Elastizitätsgrenze kaum gestatten. Dass auch das wachsende Collenchym relativ leicht über die Elastizitätsgrenze gedehnt werden kann, wurde schon früher erwähnt (II, § 3). Uebrigens ist es noch fraglich, ob nicht in den so dehnbaren Staubfäden der Cynareen mit dem Uebergang in Dauergewebe die Dehnbarkeit zunimmt, wobei dann immerhin Festigkeitsmodul und Tragmodul näher zusammenrücken könnten.

Die in turgescenten Stengeln und Blüthenschäften schon durch osmotische Wirkung vorhandene Dehnung erreicht nach de Vries ihren höchsten Werth im Allgemeinen in denselben Zonen, in welchen der Längenzuwachs am ansehnlichsten ausfällt. Diese Zonen verlängern sich ebenso am meisten, wenn nach zuvoriger Aufhebung des Turgors (durch Salzlösung) durch einen Zug bis zur Länge des turgescenten Sprosses gedehnt wird. Bei weitergehender Dehnung gilt dann Gleiches wie für turgescente Sprosse, das Dehnungsmaximum rückt also gegen das Urmeristem des Sprosses hin. Diese in den jugendlichsten Wandungen bei steigender Dehnung allmählich relativ zunehmende Verlängerung mag nach de Vries [1]) wohl ihre Erklärung darin finden, dass die Elastizitätsgrenze in den jüngsten Zellen in höherem Grade überschritten wird, sobald die Spannung über die normale Turgordehnung geht, durch welche letztere vielleicht wesentlich nur Dehnung innerhalb der Elastizitätsgrenze erreicht wird.

Die übereinstimmenden Resultate mit turgorlosen Sprossen sind noch deshalb bedeutungsvoll, weil hierbei Wachsthum ausgeschlossen ist und aus ihnen folgt, dass die mit turgescenten Sprossen erhaltenen Dehnungsresultate unabhängig sind von der osmotischen Spannung und der hierdurch schon erzielten Dehnung. Diese muss freilich in etwas auf das Ergebniss influiren, da nach de

1) Unters. über d. mechan. Ursachen d. Zellstreckung 1877, p. 115.

Vries (l. c., p. 50) die osmotische Druckkraft gewöhnlich etwas höher in jüngeren, als in älteren Zellen ist.

Abweichend von Stengeln, verlängern sich Wurzeln bei Aufhebung des Turgors und verkürzen sich bei Wiederherstellung dieses, eine Folge der schon in § 4, Bd. II erwähnten grösseren Dehnbarkeit der radial gestellten Wandungen. Bei Dehnung turgescenter Wurzeln ergeben diese im wesentlichen ein den Stengeln analoges Resultat. Uebrigens wird durch solche Experimente nur eine Kenntniss der Dehnbarkeit in einer Richtung gewonnen, und es ist klar, dass die Eigenschaften der Zellhäute ebenso nach jeder anderen Axenrichtung erforscht werden müssen, um den Zusammenhang zwischen physikalischen Eigenschaften und Wachsthum ermitteln zu können.

Aus den bezeichneten Eigenschaften erklären sich im Allgemeinen die bei Beugung, Torsion, Stoss u. s. w. in jugendlichen Geweben erzielten Erfolge. Eine selbst ganz vorübergehende Beugung wird nicht ganz ausgeglichen, und wenn ein Spross oder eine Wurzel weitgehend gebogen wird, kann demselben eine ansehnliche Krümmung aufgedrängt werden. Diese wird durch wiederholtes gleichsinniges Biegen verstärkt, durch entgegengesetzte Beugung wieder ausgeglichen, doch hat der wieder gerade gerichtete Pflanzentheil, so gut wie ein longitudinal gedehnter, eine bleibende Verlängerung erfahren. Eine aufgedrängte Beugung kann durch Wachsthum ausgeglichen, aber auch fixirt werden, indem die angestrebte Ausgleichung gewaltsam verhindert wird, bis der bezügliche Pflanzentheil in Dauergewebe übergeht, mit dessen Ausbildung bekanntlich die plastische Eigenschaft verloren und eine vollkommene Elastizität hergestellt wird. Den ganz jugendlichen Geweben von Stengeln, Blättern, Blüthenstielen, sehr jungen Blattanlagen u. s. w. kann also, gleichsam wie einem Bleidraht oder einem Wachsstock, durch gewaltsame Dehnung und Beugung eine abweichende Gestalt aufgedrängt werden, ohne dass die Wachsthumsfähigkeit eingebüsst wird. Dehnend und beugend wirkt auch die Last der von Stengeln, Blüthenstielen u. s. w. getragenen Organe und auf diesem Wege werden in mannigfacher Weise die Richtungsverhältnisse von Pflanzentheilen beeinflusst. Da aber allmählich die plastischen Eigenschaften der Gewebe verloren gehen, gelingt es wohl weiterhin den in den bezüglichen Gliedern angestrebten Wachsthumsvorgängen, eine Last zu heben, welche zuvor den Pflanzentheil niederbeugte. Uebrigens resultiren gewöhnlich die Stellungsänderungen aus dem Zusammenwirken verschiedener Faktoren, unter denen die Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse der Zellwandungen eine mehr oder weniger hervorragende Rolle mitspielen.

Die früher sehr vernachlässigten Cohäsions- und Elastizitätsverhältnisse jugendlicher Pflanzentheile[1]) haben ein hervorragendes Interesse erlangt, nachdem Sachs dieselben in Zusammenhang mit dem Wachsthum brachte. Durch diesen Forscher[2]) wurden auch die wichtigsten der erwähnten allgemeinen Eigenschaften ermittelt, deren Kenntniss ausserdem durch die Arbeiten von de Vries[3]) erweitert wurde. Die Untersuchungsmethoden bestanden

1) Einige Bemerkungen bei de Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. I, p. 11, u. Bd. II, p. 775.

2) Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 688; Arbeit. d. Würzb. Instit. 1873, Bd. I, p. 396.

3) Arbeit. d. Würzb. Instit. 1873, Bd. I, p. 287, u. ebenda 1874, Bd. I, p. 519; Unters. über d. mechan. Urs. d. Zellstreckung 1877 u. die anderweitig citirten Arbeiten.

in Dehnung, Beugung und Torsion der Pflanzentheile, und wo es sich um Aufhebung des Turgors handelte, wurde Tödtung, Welken und Einlegen in Salzlösungen angewandt. Durch Messung der ganzen Pflanzentheile oder der durch Tuschmarken bezeichneten Zonen wurde die durch die bezügliche Operation erzielte Dimensionsänderung, sowie die bei Rückkehr in die früheren Verhältnisse bleibende Aenderung des Ganzen, resp. der einzelnen Zonen bestimmt. Genauen Aufschluss über die Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse vermögen diese Messungen an ganzen Pflanzentheilen aus verschiedenen, z. Th. schon angedeuteten Gründen nicht zu geben. Sind auch in jugendlicheren Geweben die Zellen vielfach bei säulenförmiger Gestalt enger verkettet, so sind gewisse von Formänderung und Verschiebung abhängige Dimensionsänderungen der Pflanzentheile deshalb doch nicht ausgeschlossen. Durch Faltungen der Zellwände kann ferner eine von der Dehnung der Zellwand unabhängige Verkürzung eintreten, wenn z. B. nach weiterer Verkürzung strebende (negativ gespannte) Gewebe andere Gewebe comprimiren. In älteren Geweben findet solches zuweilen in auffallender Weise statt, so dass z. B. in den Staubfäden von Centaurea jacea bei Aufhebung, auch schon bei weitgehender Senkung des Turgors, das Gefässbündel einen schlängeligen Verlauf annimmt und die Längswandungen der cylindrischen Parenchymzellen wellenförmig gebogen werden[1]). Ferner können die erwähnten Versuche natürlich Elastizitätsmodul, Festigkeitsmodul der Zellwandungen nicht bestimmen, da diese auf dem Querschnitt verschiedener Zonen ein ungleich grosses Areal einnehmen.

Um die durch Turgor erzielte Dehnung der Wandungen zu ermitteln, ist wohl die Aufhebung jenes durch Salzlösungen die geeignetste Methode[2]). Dass damit die elastischen Dehnungen der Wandungen ausgeglichen werden, ergibt sich aus dem § 11 (Bd. I) Gesagten, und dass eine allmähliche Contraction des Protoplasmakörpers den Tod zunächst nicht herbeiführt, ist durch Braun, Nägeli, Unger u. A.[3]) bekannt. Auch hat de Vries (l. c. p. 64) gezeigt, dass Pflanzentheile fortwuchsen, nachdem durch Auswaschen der Salzlösung der Turgor wieder hergestellt war, und hiermit gewinnen die Versuchsobjekte die zuvorigen Formen wieder. Die Verkürzung durch Entziehung des Imbibitionswassers ist bei diesen nur mässig quellenden Wandungen zu gering, um bei derartigen Versuchen irgendwie ins Gewicht zu fallen (de Vries, l. c., p. 83, vgl. I, § 4 u. 5). Die Verwendung leicht diosmirender Salze ist geboten, um eine Aufhebung des Turgors (Plasmolyse) möglichst schnell zu erzielen. De Vries benutzte Lösungen von Kochsalz und Salpeter, die bei einem Gehalt von 10 Proc., oder auch schon von 6—7 Proc. Salz in jedem Falle ausreichten, um völlige Plasmolyse in den Untersuchungsobjekten zu erzielen. Als solche dienten rascher wachsende Pflanzentheile, namentlich auch Blüthenschäfte. Waren die Objekte nur 2—3 mm dick, so wurden sie direkt, bei grösserer Dicke nach zuvoriger Spaltung in zwei Längshälften, in jedem Falle aber erst in die Salzlösung gelegt, nachdem durch zuvorigen Aufenthalt in Wasser der höchste Turgor hergestellt ward. Dieser war nach zwei- bis dreistündigem Aufenthalt in der Salzlösung immer aufgehoben, und ein verlängerter Aufenthalt ergab keine weitere Verkürzung.

Auf diese Weise wurde im Allgemeinen constatirt, dass nur die noch wachsenden Partien durch Plasmolyse eine merkliche Verkürzung erfahren. Diese erreichte im Maximum 8—10 Proc., vereinzelt sogar 14—16 Proc. der ursprünglichen Länge einer schnell wachsenden Zone (l. c., p. 108). Sehr beträchtlich stellte sich u. a. die Verkürzung an Sprossspitzen von Ampelopsis hederacea und am epicotylen Gliede einer im Finstern entwickelten Keimpflanze von Phaseolus multiflorus heraus. Als Beleg für die Vertheilung der Dehnung, und um zu zeigen, wie das Maximum dieser mit dem maximalen Wachsthum zusammenfällt, sei hier folgender, von de Vries (l. c., p. 98) mit einem jungen kräftigen Blü-

---

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 115. Für Wurzeln vgl. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 40.

2) Zur Messung der durch osmotische Druckkraft bewirkten Dehnungen wurde die Aufhebung des Turgors durch Lösungen zuerst angewandt von Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 228. Vgl. auch Pfeffer, l. c., p. 140, u. Bd. I, § 11. De Vries, l. c., 1877, benutzte diese Methode zuerst, um speziell in den wachsenden Pflanzentheilen die Vertheilung der Turgordehnung zu ermitteln.

3) Lit. vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 52; de Vries, l. c. 1877, p. 44.

thenstiel von Butomus umbellatus angestellter Versuch mitgetheilt. Der Blüthenschaft wurde durch Tuschmarken in Partialzonen von 20 mm Länge eingetheilt, dann der Zuwachs einer jeden Zone während 12 Stunden bestimmt, und darauf der längsgespaltene Blüthenschaft in 10procentige Salpeterlösung getaucht. Die so erzielten Verkürzungen sind in Folgendem, und zwar auf 20 mm lange Strecken berechnet, mitgetheilt, ebenso die nach 12 Stunden für gleich lange Strecken gefundenen Partialzuwachse.

Zone von oben gerechnet	Dicke des Blüthenschaftes mm	Partialzuwachse pro 20 mm	Verkürzung pro 20 mm in $2^1/_2$ St.	in $4^1/_2$ St.
I	4,7	3,1	1,8	1,8
II	5,2	4,0	1,8	1,9
III	5,4	4,9	1,8	1,8
IV	5,8	**5,6**	1,8	**2,1**
V	6,2	5,3	1,8	1,8
VI	6,3	4,2	1,6	1,7
VII	6,4	3,0	1,7	1,8
VIII	7,0	1,7	1,5	—

Auf wesentlich gleiche Resultate deuten einige von de Vries (l. c., p. 17 u. 84) angestellte Versuche, in denen die Pflanzentheile durch Wasser von 60° C. getödtet wurden. Auch harmoniren, soweit es der Natur der Sache nach zu erwarten, die Experimente, in denen der Turgor durch Welken vermindert, resp. aufgehoben wurde. Aus mannigfachen Gründen vermag diese Methode weniger gute Resultate zu geben, als die plasmolytischen Versuche, worüber im Näheren de Vries (l. c., p. 15 u. 109) zu vergleichen ist.

Durch gleiche Untersuchungsmethoden wurde von de Vries[1]) die Verlängerung der Wurzeln mit Aufhebung des Turgors, also ein den Stengeln entgegengesetztes Verhalten constatirt, und entsprechend findet Verkürzung der Wurzeln bei Zunahme des Turgors statt. Eine Strecke von 80 mm, welche an einer Hauptwurzel von Dipsacus fullonum markirt worden war, hatte sich, voraussichtlich unter Mitwirkung von Wachsthum, auf 78,2 mm im Laufe von 80 Stunden verkürzt, nachdem das Versuchsobjekt in Wasser gelegt worden war. Bei Plasmolyse mit Salpeterlösung verlängerte sich dann die fragliche Zone auf 80,6 mm, also um 2,4 mm. Diese Dimensionsänderungen erlöschen auch bei den Wurzeln in älteren Partien und sind in jugendlicheren Zonen am ansehnlichsten. Aktiv sind natürlich nur lebendige Zellen betheiligt.

Längsdehnungen. Diese wurden zuerst von Sachs, dann von de Vries einfach ausgeführt, indem letzterer die Endknospe mit Hülfe von Korkplatten festklemmte, dann den Spross entsprechend dehnte und durch Feststecken eines zuvor an demselben befestigten Bindfadens gespannt erhielt. Nach Ausführung der bezüglichen Messungen wurde dem Spross Verkürzung gestattet und die bleibende Verlängerung bestimmt. Als Beleg für das p. 18 Gesagte sei hier ein von de Vries (l. c., 1877, p. 117) mit einem Blüthenstiel von Plantago media ausgeführter Versuch mitgetheilt, dessen Turgor zuvor durch Einlegen in 10procentige Kochsalzlösung aufgehoben ward. In der nachstehenden Tabelle, in der alle Werthe auf zu Beginn des Versuches 20 mm lange Zonen bezogen wurden, sind mitgetheilt die Partialzuwachse, die Verkürzung des turgescenten Objektes durch Plasmolyse, die Wiederverlängerung der Zonen bei einer Dehnung, die den Blüthenstiel auf die Länge des turgescenten Zustandes brachte (schwache Dehnung), und die Verlängerung der Zonen des plasmolytischen Blüthenstieles bei noch stärkerer Dehnung. Weiter ist die bleibende Verlängerung und die als Differenz zwischen dieser und der starken Dehnung sich ergebende elastische Dehnung angegeben. Der Blüthenstiel war oben, in Zone I, 1,1 mm, ausserdem 1,2 mm dick.

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 66.

Zone	Partial-zuwachse in 12 St. mm	Verkürzung in der Lösung in 5 St. mm	Längenzunahme bei schwacher Dehnung mm	bei starker Dehnung mm	Bleibende Verlängerung mm	Elastische Dehnung mm
I	**5,2**	2,0	2,1	**4,1**	**1,0**	**3,1**
II	**5,2**	**2,2**	**2,2**	3,9	0,8	**3,1**
III	1,5	1,3	0,8	1,6	0,2	1,4
IV	0,1	0,1	0,1	0,1	0,0	0,1
V	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1

Die mit turgescenten Sprossen früher von de Vries (l. c., 1874, p. 536) angestellten Versuche führten zu analogen Resultaten.

Die nur allmähliche Verkürzung, also die elastische Nachwirkung, macht eine genaue Bestimmung der bleibenden Dehnung und der elastischen Dehnung schwierig. In turgescenten Sprossen greift zudem Wachsthum störend ein, und wenn dieses in plasmolytischen Sprossen fehlt, so erschweren doch in diesen andere Umstände genaue Bestimmungen. De Vries kam deshalb auch in zahlreichen Versuchen (l. c., 1877, p. 113) zu keinem ganz sicheren Schlusse, meint indess, dass in jüngeren Zonen die Elastizitätsgrenze der Wandungen durch die Turgordehnung erreicht oder überschritten wird, während in älteren Zonen die Turgorspannung nicht so weit gehe und noch merkliche Verlängerung durch gewaltsame Dehnung ohne Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze möglich sei. Uebrigens scheint im Allgemeinen die Turgordehnung in jüngeren Zonen ansehnlicher zu sein, da de Vries (l. c., 1877, p. 50) in einem jungen Blüthenstiel von Cephalaria leucantha durch 3procentige Salpeterlösung Plasmolyse nur in einzelnen Zellen der älteren Zone der wachsenden Strecke fand, während bei 4procentiger Lösung nur die Zellen der jüngsten Zone keine Contraction des Protoplasmas zeigten, die aber in 5procentiger Lösung eintrat. Uebrigens machen sich auch Differenzen in den verschiedenen Zellen derselben Zone bemerklich.

Torsion und Biegsamkeit. Wie an turgescenten Sprossen die höchste Längsdehnung in den jüngsten Geweben besteht, so fällt für diese auch Torsion und Biegsamkeit am ausgiebigsten aus. Nur hinsichtlich der letzteren mögen hier einige Bemerkungen Platz finden, indem ich im Uebrigen auf die Versuche von de Vries (l. c., 1874, p. 538) verweise. Dieser bestimmte die Beugung, welche die 1 cm langen Zonen eines horizontal gehaltenen Sprosses bei gleichem Zuge erfuhren. Dabei ergab sich u. a. bei einem Versuch mit dem Blüthenschaft von Dipsacus fullonum in der obersten (jüngsten) Zone eine Ablenkung von 30°, in den folgenden 3 Zonen von 20°, in Zone V und VI von 10°, in Zone VII von 5°. Die bleibende Ablenkung betrug in Zone I = 15°, in II und III = 10°, in III, IV, V = 5° und war in VI = 0°.

Wird ein horizontal liegender und an seiner Basis befestigter Spross an seiner freien Spitze belastet, so fällt die maximale Beugung mehr oder weniger fern von der Endknospe und kann in ältere, nicht mehr wachsende Zonen zu liegen kommen [1]). Es ergibt sich dieses als Resultante daraus, dass von der Spitze nach dem Anheftungspunkt die Biegsamkeit abnimmt, die statischen Momente aber zunehmen. Uebrigens hat die Lage der stärksten Beugung Bedeutung für die von Dehnung abhängigen Wachsthumsvorgänge.

Bei der Beugung verkürzt sich, wie zu erwarten, die concave und verlängert sich die convexe Seite; ein Unterschied, den in freilich abgeschwächtem Maasse auch noch die bleibende Krümmung zeigt. Durch wiederholtes Hin- und Herbiegen kann, als Folge dieser nicht ganz sich ausgleichenden Verlängerungen, das übrigens erschlaffende Internodium etwas an Länge gewinnen. So fand Sachs (Lehrb. III. Aufl., p. 690) die Stiele junger Inflorescenzen von Valeriana officinalis von 200 mm auf 201,5 mm verlängert, als er dieselben nach wiederholtem Hin- und Herbiegen wieder gerade richtete. Bei gleichem Verfahren zeigte aber

---

1) Sachs, Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 691, u. Arbeit. d. Würzb. Instit. 1873, Bd. I, p. 393, für Wurzeln. De Vries, l. c., p. 539.

ein junges Internodium von Vitis vinifera unveränderte Länge, und ein älteres Internodium hatte sich von 133,8 mm auf 133 mm verkürzt.

Beugungen durch Erschütterung und Stoss. Werden wachsende Sprosse geschüttelt oder werden Stösse an die Spitze oder ferner von dieser applicirt, so nimmt der Sprossgipfel eine mehr oder weniger weitgehende Biegung an, welche in der Ruhe allmählich wieder ausgeglichen wird. Diese Erscheinungen sind als Erfolge der Beugung leicht verständlich, indem eine Krümmung nach der Seite hinterbleibt, nach welcher der hin- und hergeschleuderte Pflanzentheil die stärkste Ausbiegung erfährt. Die gleichzeitige Erschlaffung verstärkt natürlich die Beugung, und selbstverständlich ist das Gewicht des überhängenden Theiles für die Krümmungscurve mitbestimmend, welche demgemäss ihr Maximum in einer von der Sprossspitze mehr oder weniger entfernten Zone erreicht und übrigens auf jugendlichere Sprosstheile beschränkt bleibt. Prillieux[1]) hat diese von Hofmeister[2]) entdeckten Erscheinungen richtig als Erfolg einseitiger Beugung erkannt, und Sachs[3]) brachte dieselben in genetischen Zusammenhang mit der Ductilität wachsender Pflanzentheile. Deshalb bedürfen diese Phänomene einer eingehenden Behandlung nicht, da mit der Richtung, nach welcher die stärkste Ausbiegung stattfand, auch die auftretende Krümmungsrichtung bestimmt ist. Natürlich wird der Sprossgipfel auch nach irgend einer Seite überhängen, wenn ohne Erschütterung eine gewisse Erschlaffung durch sinkenden Turgor oder eine partielle Ausgleichung der Gewebespannung erzielt wird[4]).

Die Erfolge von Stössen lassen sich, wie es Prillieux that, an einem aufrecht stehenden, an der Basis festgehaltenen Bleidraht demonstriren. Wird die Spitze dieses mit einem Stabe angeschlagen, so erfolgt eine bleibende, gegen die einfallenden Stösse convexe Beugung. Wird dagegen die Basis genügend angeschlagen, so setzt sich die Erschütterung, wie an einem Seile, als Welle fort, und sofern die oscillirende Spitze die grössten Amplituden nach der Seite hin ausführt, von welcher her die Stösse erfolgten, wird eine nach dieser Richtung hinzielende Beugung bleiben. Eben diese Unterschiede werden an Sprossen bemerklich, je nachdem dieselben an der Spitze oder an der Basis durch einen Stab oder das Pendel einer Uhr getroffen werden, und begreiflicherweise wächst die Krümmung oder wird überhaupt erst merklich bei öfterer Wiederholung schwächerer Stösse, während ein einziger kräftiger Schlag schon merkliche Biegung erzeugen kann. Die Angabe Hofmeister's, dass die convexe und concave Kante sich verlängern, hat durch Prillieux und Sachs keine Bestätigung gefunden, da diese vielmehr, wie bei anderen Beugungen, eine Verkürzung der concaven Seite constatirten. Gewisse Formänderungen an Blättern, die gleichfalls Hofmeister als Erfolg von Erschütterungen feststellte, kommen sicherlich durch analoge Ursachen, wohl wesentlich durch Modifikation von Turgor und Gewebespannung, zu Wege. Ebenso zählen hierher die an Blüthenstielen von A. Kerner[5]) durch Reibung oder Erschütterung erzielten Bewegungen.

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1868, V sér., Bd. 9, p. 248.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 237.

3) Lehrb. 1873, III. Aufl., p. 692.

4) Durch gleiche Ursachen kamen offenbar auch die Erschlaffungen zu Wege, welche Humboldt (Ingenhousz, Ernährung d. Pflanzen, übers. v. Fischer, 1798, p. 42) beobachtete, als er elektrische Entladungen durch Pflanzen leitete.

5) Die Schutzmittel des Pollens 1871, p. 34.

Kapitel III.

Gewebespannung.

§ 6. Die in der Pflanze bestehenden Spannungserscheinungen, auf welche schon im vorigen Kapitel vielfach Rücksicht genommen werden musste, lassen sich als Gewebespannung, Schichtenspannung und Turgorspannung unterscheiden. Letztere kommt bekanntlich durch den hydrostatischen (wesentlich osmotischen) Druck des Zellinhaltes gegen die Zellwandung zu Stande, während als Schichtenspannung die zwischen den Schichten einer Zellhaut, eines Stärkekorns u. s. w. bestehende Spannung bezeichnet wird, und Gewebespannung endlich durch die Zug- und Druckkräfte erzeugt wird, welche die miteinander vereinigten Elementarorgane und Gewebecomplexe aufeinander ausüben.

Da durch die Spannung die antagonistisch verbundenen Gewebetheile gedehnt oder comprimirt sind, so kommen mit deren Isolirung, überhaupt mit der Aufhebung der Spannung, entsprechende Dimensionsänderungen zu Stande, welche Sinn und Richtung der bezüglichen Spannung kennzeichnen. Eine Verkürzung zeigt also im Allgemeinen an, dass die Zellhaut, die Zellhautschicht oder das Gewebe passiv gedehnt war, d. h. unter Zugspannung oder negativer Spannung stand, während eine Verlängerung auf Compression (Druckspannung oder positive Spannung) schliessen lässt, und dasselbe gilt natürlich, wenn eine andere als die Längendimension ins Auge gefasst wird.

Im Verbande ergibt sich Länge, Durchmesser und Gestaltung als Resultirende aus den antagonistischen Bestrebungen. Wo diese entsprechend zusammenwirken, werden natürlich auch Krümmungen, Zerreissungen oder Erweiterung, resp. Verengerung von Rissen erzielt, Verhältnisse, die über die in den fraglichen Theilen bestehenden Spannungen Aufschluss zu geben vermögen. Es ist übrigens nicht immer leicht, aus den thatsächlichen Beobachtungen die faktisch maassgebenden, öfters verwickelten Spannungszustände in den einzelnen verbundenen Zellhautschichten oder Geweben zu erschliessen. Uebrigens braucht auf die maassgebenden mechanischen Probleme hier um so weniger eingegangen zu werden, als dieselben von Nägeli und Schwendener[1]) in klarer Weise dargestellt sind. Warum zwei Kautschukstreifen oder zwei Gewebecomplexe, welche miteinander verbunden wurden, nachdem sie auf gleiche Länge gedehnt waren, sich selbst überlassen eine nach dem kürzeren Streifen concave Beugung erfahren, ist ohne weiteres einleuchtend, und wenn diese Krümmung bis zur Ringform geht, wird natürlich der bezügliche Ring je nach den Spannungsverhältnissen mehr oder weniger klaffen. Unter bestimmten Bedingungen werden ferner die Beugungen nicht auf eine Ebene beschränkt sein und Torsionen oder Windungen zu Stande kommen.

---

1) Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 406 u. 414.

Spannung besteht selbstverständlich sowohl zwischen gleichartigen, als ungleichartigen Theilen. So sind ja z. B. häufig ungleichartige Gewebecomplexe, auch todte und lebende Elementarorgane, in Antagonismus getreten, und in der turgescenten Zelle ist die Zellhaut negativ, der Zellinhalt positiv gespannt. Dass einer jeden Spannung stets eine der Intensität nach gleiche Gegenspannung entspricht, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden.

Was Längs-, Radial- und Tangentialspannung zu nennen ist, bedarf keiner Erläuterung, doch sind diese Bezeichnungen der Natur der Sache nach nur dann eindeutig, wenn eine Axe des bezüglichen Pflanzengliedes als Längsaxe unzweifelhaft angesprochen wird. Uebrigens ist bei den bezüglichen Untersuchungen der auf Radial- und Tangentialrichtung fallende Antheil oft nicht genauer ermittelt und die Existenz von Spannungen in den zur Längsaxe senkrechten Richtungen mit dem Ausdruck Querspannung belegt worden. Torsionsspannung hat für uns dieselbe Bedeutung, wie in der Mechanik, und kann demgemäss auch in Zug und Druck als Componenten zerlegt werden.

Die beim Isoliren vereinter Theile eintretende Verlängerung und Verkürzung kann natürlich nur über die Richtung, nicht aber über die Intensität der Spannung Aufschluss geben, denn die Dimensionsänderungen hängen wesentlich ab von Elastizitätsmodul, Mächtigkeit der wirksamen Elemente und, insbesondere in Gewebecomplexen, wie aus Kap. II hervorgeht, von mannigfachen Factoren, die mitbestimmend für die Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse des Ganzen und seiner Theile sind. Da Zug- und Druckspannung in den antagonistischen Complexen gleiche Intensität haben, so zeigt die verschiedene Verlängerung, resp. Verkürzung der Schichten beim Isoliren unmittelbar an, dass mit gleicher mechanischer Arbeit eine ungleiche Verlängerung oder Verkürzung erreicht werden muss, je nachdem man diesen oder jenen abgetrennten Complex dem Experimente unterwirft. Das Gewicht, welches das verkürzte Gewebe bis zur ursprünglichen Länge dehnt, gibt aber ein Maass für die Intensität, mit der die bezüglichen Gewebe vor dem Isoliren gegeneinander gespannt waren. Ein aus einem positiv gespannten Kautschukstreif und einem negativ gespannten Stahlstreif componirtes System kann leicht versinnlichen, wie ungleich die Dimensionsänderungen mit der Trennung ausfallen können, indem eben derselbe Zug, welcher einen Kautschukstreif ansehnlich dehnt, an einem Stahlstreif eine nur minimale Verlängerung erzielt.

Gewöhnlich sind Gewebe, Zellhautschichten u. s. w. gleichzeitig in longitudinaler und transversaler Richtung gegeneinander gespannt, doch bestehen keine einfachen Beziehungen zwischen Längs- und Querspannung, so dass jene ansehnlich sein kann, wenn diese gering ist, und umgekehrt. Uebrigens führt eine Variation der Längsspannung im Allgemeinen zu einer Veränderung der Querspannung und Modificationen dieser werden sich in der nach longitudinaler Richtung gemessenen Spannung geltend machen. Zur Versinnlichung der auch für Gewebecomplexe gültigen allgemeinen Verhältnisse kann ein Glasrohr dienen, in das ein Kautschukcylinder eingepasst oder über welches ein Kautschukrohr gezogen ist. Wird letzteres in die Länge gedehnt, so wird eine Verringerung des Durchmessers angestrebt und demgemäss die Querspannung gesteigert, ebenso nimmt der gegen die Glaswandung geübte Druck zu, wenn der eingesetzte Kautschukcylinder zusammengepresst wird.

Obiger und noch anderer Verhältnisse halber wird die im Gewebeverband bestehende Spannung beim Isoliren selbst dem Sinne nach durch die Dimensionsänderungen nicht immer unmittelbar angezeigt. Ist z. B. die Rinde in longitudinaler und transversaler Richtung negativ gespannt, so wird ein abgetrennter Rindenring kürzer und deshalb weiter, während die Ausgleichung der Tangentialspannung eine Verengerung herbeiführt. Von dem Verhältniss dieser entgegengesetzten Aenderungen hängt es also ab, ob als Resultante der Durchmesser des isolirten Ringes zu- oder abnimmt. Entsprechende Erwägungen, die hier nicht weiter ausgemalt werden können, sind immer nöthig, um fehlerhafte Rückschlüsse auf die in Pflanzen vorhandenen Spannungen zu vermeiden. Mit dem Isoliren ändern sich ausserdem manche Eigenschaften der Gewebe. So wird ja jede turgescente Zelle beim Verletzen schlaff, weil ihr Turgor vernichtet wird, und eine Erschlaffung erfährt auch das innerhalb der Pflanze straffe Mark. Letzteres ist Folge des sinkenden Turgors, der herbeigeführt wird durch Volumzunahme, welche die Zellen bei Verlängerung des in der Pflanze negativ gespannten Markes erfahren, und deshalb unterbleibt auch das Erschlaffen, wenn durch Einlegen des isolirten Markes in Wasser das zur Herstellung des Turgors nöthige Wasser geboten ist.

Gewisse Spannungen bestehen wohl in allen Pflanzen, und wenn jene zuweilen nur gering sind, so erreichen sie in anderen Fällen um so ansehnlichere Werthe. Turgorspannung mangelt im Allgemeinen keiner lebensthätigen Zelle, und zwischen vereinigten Elementarorganen besteht wohl der Regel nach eine gewisse Gewebespannung, die freilich in jugendlichen Geweben öfters wenig ansehnlich ist, mit der Ausbildung der Elementarorgane gewöhnlich aber bis zu einem gewissen Grade zunimmt. Es trifft dieses auch zu, wenn weitergehende Gewebedifferenzirungen unterbleiben, wie u. a. die Stiele von Hutpilzen lehren.

Entstehung und Variation von Spannungen wird durch alle Mittel erzielt, welche entsprechende Dimensionsänderungen erzeugen. In solchem Sinne wirken demgemäss Wachsen und Absterben von Elementarorganen, ferner Verlängerungen oder Verkürzungen, die durch Turgor, Imbibition, Wärme, durch Gestaltänderung von Zellen u. s. w. veranlasst werden. Damit können aber Spannungen vorübergehend oder dauernd sogar umgekehrt werden, und dass z. B. ein zuvor positiv gespanntes Gewebe späterhin negativ gespannt wird, trifft häufig zu, wenn Mark oder andere turgescente Gewebe absterben. Uebrigens sind Spannungsschwankungen selbstverständlich noch in einem nur aus todten Elementarorganen bestehenden Verbande möglich, wie u. a. die durch hygroskopische Eigenschaften erzielten Bewegungen vielfach lehren. Da durch Dehnungen endlich Zerreissung, Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze oder Wachsthum erzielt wird, so kann die Spannungsintensität natürlich ein gewisses, aber spezifisch sehr verschiedenes Maass nicht überschreiten.

Ausser für Festigung von Pflanzentheilen sind die Spannungszustände bedeutungsvoll für Wachsthum, sowie für die mit oder ohne Wachsen vermittelten Bewegungsvorgänge. Da das in dieser Hinsicht Bekannte in besonderen Kapiteln behandelt wird, so können im Folgenden nur die Spannungsverhältnisse im Allgemeinen berücksichtigt werden. Insbesondere werden wir uns an die Gewebespannung, nebenbei auch an die Schichtenspannung zu halten haben, während der Turgor als solcher nicht berücksichtigt zu werden braucht, da das allgemein Wesentliche bereits erörtert ist (I, § 11; II, Kap. II).

Die historische Entwicklung unseres Gegenstandes ist gleichfalls zum guten Theil mit der Aufhellung bestimmter Vorgänge, insbesondere von Bewegungsvorgängen, verkettet, bei deren Besprechung die bezüglichen Literaturangaben gebracht werden. Auf Gewebespannung als Ursache der Beugungen wurde von Duhamel[1]) hingewiesen, ebenso von Lindsay[2]) gelegentlich der Untersuchungen der Bewegungsvorgänge im Blattstielgelenk von Mimosa pudica. Allgemeine Betrachtungen über Spannungszustände finden sich bei Dutrochet[3]), welcher auch die Turgorspannung, sowie die aus dem Verband von Geweben entspringenden Spannungen richtig unterschied, ferner erkannte, dass Spannungsänderungen und dadurch erzielte Bewegungen auf verschiedene Weise zu Stande kommen, insbesondere durch Wachsthum, Turgor und Imbibition von Wandungen. In causaler Hinsicht entsprechen die Auffassungen Dutrochet's im Wesentlichen dem wahren Sachverhalt und sind correcter, als die Ansichten Hofmeister's, welcher die Spannungsursachen wesentlich in den Zellwandungen und deren Imbibitionszuständen suchte, die Bedeutung des Turgors aber unterschätzte und vielfach verkannte. Dagegen verdanken wir Hofmeister[4]) werthvolle Aufschlüsse über die factisch bestehenden Gewebespannungen (auch Schichtenspannungen) und deren Aenderungen mit Ausbildung der Pflanzentheile, soweit solches aus Dimensionsänderung beim Isoliren zu ermitteln ist. Diese Kenntnisse wurden durch Sachs[5]) und namentlich durch G. Kraus[6]) erweitert. Zur Klärung der Sachlage und zu richtiger Auffassung der Spannungen haben dann ganz besonders die allgemeinen Erörterungen von Nägeli und Schwendener[7]) beigetragen.

Längsspannung.

§ 7. Die Kenntniss der thatsächlich bestehenden Gewebespannung ist mit Rücksicht auf Wachsthum besonders deshalb wichtig, weil dieses wesentlich von einer Dehnung der Zellhaut abhängig oder beeinflusst wird. Eine negative Spannung wird also im Allgemeinen Wachsthum begünstigen, positive Spannung aber auf eine Hemmung hinarbeiten. Auf diese erst in Kap. IV näher zu besprechenden Beziehungen zwischen Dehnung und Wachsthum muss schon an dieser Stelle einige Rücksicht genommen werden, um die bezügliche Bedeutung gegebener Spannungszustände hervorheben zu können.

Im Urmeristem und den unmittelbar anschliessenden jugendlichen Geweben der Stengel- und der Wurzelspitze, in jungen Blattanlagen, in ganz jugendlichen Hutpilzen ist eine Gewebespannung nicht oder nur in schwachen Spuren nachzuweisen. Weiterhin stellt sich diese zunächst als Erfolg eines ungleichen Wachsthumsstrebens verschiedener Gewebecomplexe ein. Insbesondere pflegen die cuticularisirten Epiderme und verholzten Elemente negativ gespannt zu sein, während diesen gegenüber die benachbarten turgescenten und zartwandigen Zellen positive Spannung zeigen. Letztere bleiben gewöhnlich auch fernerhin,

---

1) De l'exploitation des bois 1764, Bd. II, p. 479.

2) Vgl. die Lit. in Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 3.

3) Mémoires, Brüssel 1837, p. 225—235, u. d. folgend. Kap. Theilweise sind die hier mitgetheilten Auffassungen schon seit 1824 in verschiedenen Aufsätzen entwickelt. — Wenig bedeutungsvoll ist eine Arbeit Johnson's (Annal. d. scienc. naturell. 1835, II sér., Bd. 4, p. 321). Zwar wurde von diesem Forscher manches factische Spannungsverhältniss beobachtet, indess der Mechanismus nicht richtig erkannt.

4) Jahrb. f. wiss. Botan. 1859, Bd. 2, p. 237; 1863, Bd. 3, p. 81. Flora 1862, p. 497. Pflanzenzelle 1867, p. 267 ff.

5) Experimentalphys. 1865, p. 465.

6) Bot. Ztg. 1867, p. 105, u. 1871, p. 367. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209.

7) Mikroskop 1867, I. Aufl., p. 402.

so lange sie einen hohen Turgor bewahren, positiv gespannt, wenigstens in der Richtung, nach welcher sie ein ausgiebiges Längenwachsthum anstreben. Diese Regeln gelten, so weit bekannt, für die meisten Fälle, mögen wir Stengel, Blätter oder Wurzeln oder aus Gewebecomplexen aufgebaute cryptogamische Gewächse ins Auge fassen. Wir müssen uns im Folgenden aber an die allein näher studirten Stengel und Wurzeln von Blüthenpflanzen halten und werden zunächst die Längsspannung dieser Glieder behandeln.

In Internodien, übrigens ebenso in Blattstielen, stellt sich nach den Beobachtungen von Hofmeister und insbesondere von Sachs und G. Kraus mit beginnender Gewebedifferenzirung merkliche Gewebespannung ein. Mit Bezug auf die beim Isoliren eintretende Verlängerung, resp. Verkürzung nimmt die Längsspannung zunächst zu, um weiterhin mit der Ausbildung der Internodien wieder zurückzugehen. Werden in noch lebhaft sich streckenden und turgescenten Internodien durch entsprechende Längsschnitte Epidermis (mit dem nächst angrenzenden Gewebe), Holzkörper und Mark isolirt, so wird dieses sogleich länger, als das unverletzte Internodium, während der Holzkörper etwas, die Rinde sich ansehnlicher verkürzt. Im Allgemeinen ist also die Epidermis am meisten gedehnt, das Mark am meisten zusammengepresst, und von diesem nach Aussen fortschreitend ist jede folgende Gewebelage negativ gegen die vorausgehende innere gespannt. Es wird dieses auch dadurch gekennzeichnet, dass nicht nur die durch mediane Halbirung gewonnenen Lamellen (Fig. 1, *A*), sondern auch isolirte Epidermisstreifen (*B*) sich sogleich concav nach Aussen beugen und bei Einlegen in Wasser eine noch weiter gehende Krümmung annehmen. Zur Anstellung solcher Beobachtungen schneidet man durch zwei parallele Schnitte eine mediane Längslamelle aus dem Internodium, an der sogleich und mit möglichster Vermeidung eines Wasserverlustes durch Transpiration, die entsprechenden Ablösungen durch scharfe Schnitte gemacht werden. Experimente dieser Art, ebenso vergleichende Messungen des unverletzten Internodiums und der abgetrennten Gewebestreifen lehren, dass auch bei Pflanzen, in deren Internodien die Gefässbündel zerstreut stehen und eine Sonderung in Mark und Holzkörper nach dicotylischem Typus nicht existirt, doch ähnliche Spannungsverhältnisse zwischen dem centralen Gewebecylinder und den umkleidenden Cylindermänteln bestehen.

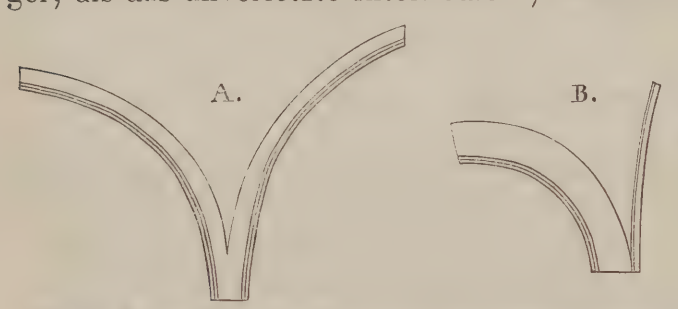
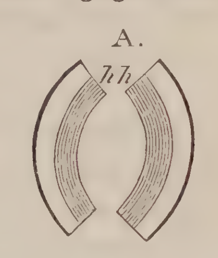


Fig. 1. Mediane Längslamellen aus beinahe ausgewachsenen Internodien von Coleus Blumei.

Mit der Abnahme des Längenwachsthums und der gleichzeitig fortschreitenden Ausbildung der Cuticula und verholzter Elementarorgane verringert sich, wie aus der unten mitgetheilten Tabelle zu ersehen ist, Verlängerung und Verkürzung der isolirten Elemente. Ebenso tritt nun eine geringere Krümmung von Längsstreifen ein, die auch nach Einlegen in Wasser nicht mehr so ansehnlich, wie an Lamellen aus jugendlicheren Internodien, zunimmt. Insbesondere wird an ausgebildeten Holzkörpern kaum eine Verkürzung beim Isoliren beobachtet, doch nimmt auch die Verlängerung des Markes, selbst wenn dieses tur-

gescent bleibt, ab. Weiter verwischt sich nicht selten die bisherige Regel, dass eine innere Gewebeschicht positiv gegen einen umgebenden Cylindermantel gespannt ist, denn häufiger nimmt das turgescente Rindenparenchym eine positive Spannung gegen den Holzkörper an.

Nach definitiv abgeschlossenem Längenwachsthum zeigen die isolirten Gewebe nur sehr geringe, theilweise kaum messbare Längendifferenzen. Hinsichtlich des Holzkörpers gilt dieses auch für die Bewegungsgelenke von Phaseolus, Mimosa u. a., in welchen nach dem Auswachsen das jenen umkleidende Parenchym eine hohe Spannung bewahrt und sich sehr ansehnlich beim Isoliren verlängert [1]. Die positive Spannung des umkleidenden Gewebes gegen den Holzkörper zeigt auch die gegen Holzkörper concave Krümmung der Fig. 2, *A*, welche eine median längsgespaltene Lamelle aus dem Bewegungsgelenke von Mimosa pudica vorstellt. Dieser positiven Spannung entsprechend, krümmte sich auch *c* und *d* (*B*) concav, als das Parenchym so abgespalten wurde, dass ein sehr dünner Streif des Holzkörpers auf der Innenseite verblieb. Die nach medianer Halbirung der Parenchymlamelle (*B* bei *d* und *e*) eintretende Krümmung lehrt ausserdem durch die nach Aussen concave Beugung die positive Spannung des Parenchyms gegen die Epidermis kennen.



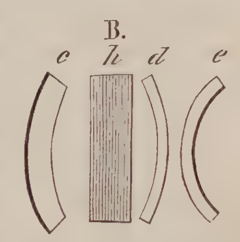


Fig. 2. Die Schnitte sind nach zuvorigem Einlegen in Wasser gezeichnet. (Vergrössert.)

Die gegenseitige Spannung vereinigter Gewebecomplexe ist, worauf zuerst Hofmeister hinwies, zunächst eine Folge eines ungleich ausgiebigen Längenwachsthums. Ferner können auch Verkürzungen durch Senkung oder gänzliche Vernichtung des Turgors mitwirken, und solche Verkürzungen werden erreicht, indem Elementarorgane absterben, was in den Gefässbündeln oft frühzeitig eintritt und späterhin sich nicht selten auch auf das früher sich am meisten verlängernde Mark erstreckt. Erwägt man, dass Verlangsamung oder gänzliches Erlöschen des Wachsthums in dem einen Gewebecomplex früher als in dem anderen sich einstellt, so ist es auch ohne weiteres verständlich, wie und warum ein zuvor positiv gespanntes Gewebe späterhin negativ gespannt sein kann, und umgekehrt.

Um eine höhere Spannungsintensität zu gestatten, dürfen aber die Gewebe nicht schon durch leichten Zug über die Elastizitätsgrenze gedehnt oder zu einem die Spannung ausgleichenden Wachsthum veranlasst werden. Solches trifft aber in den ziemlich plastischen jugendlichsten Geweben zu (vgl. II, § 5), und dieserhalb ist eine merkliche Gewebespannung in diesen nicht vorhanden. Negativ gespannt wird weiterhin die nachweislich in höherem Grade elastische Oberhaut und im Verlauf der Entwicklung die Fibrovasalstränge, deren verholzten Elementen ja nachweislich eine sehr hohe und vollkommene Elastizität zukommt, die endlich es den in der Pflanze wirksamen Dehnkräften unmöglich macht, eine weitere Verlängerung des Internodiums zu erzielen (II, § 3). Wenn jetzt noch die aktiven Wachsthums- und Verlängerungsbestrebungen der positiv gespannten Gewebe in gleichem Maasse fortdauern, so muss nunmehr offenbar die höchste Spannungsintensität erreicht werden, da zuvor eine ge-

1) Näheres vgl. u. a. Millardet, Nouv. rech. s. l. périodicité d. l. tension 1869, p. 13; Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 18, u. Period. Beweg. 1875, p. 3.

wisse Verlängerung der gedehnten Gewebe die Erreichung des Spannungsmaximums verhinderte.

Obige Voraussetzungen treffen aber nicht mehr zu, wenn in den positiv gespannten Geweben gleichzeitig die Expansionskraft abnimmt. Von den verschiedenen Ursachen, durch welche solches erzielt werden kann, sei hier nur hingewiesen auf die Senkung des Turgors und auf die verminderte Dehnbarkeit der Zellwandungen. Mag letztere durch einfache Verdickung oder durch veränderte Qualität der Zellhaut zu Stande kommen, jedenfalls wird zu gleicher Dehnung eine grössere mechanische Arbeit erforderlich, und dieselbe Turgorkraft kann nicht mehr dieselbe Verlängerung der isolirten Gewebe wie zuvor erzielen, auch nicht eine gleich grosse Last wie zuvor fortschieben, wenn das positiv gespannte Gewebe gegen dieselbe gestemmt wird.

In der Gesammtheit der eben geltend gemachten Factoren, also auch in der ungleichen Wachsthumsfähigkeit der vereinigten Gewebe, ferner in dem Umstand, dass eine erzielte Dehnung durch Wachsthum mehr oder weniger ausgeglichen wird, sind wohl die hauptsächlichsten, für den Gang der Spannungsintensität massgebenden Ursachen gegeben. Schon die Combination dieser Hauptfactoren gestattet aber Resultanten verschiedenster Art, welche sich aus den über Wachsthum der einzelnen Gewebe, über physikalische Eigenschaften dieser, der Zellwandungen u. s. w. bekannten Thatsachen nicht für einzelne Fälle mit genügender Sicherheit voraussagen lassen. Empirische Erfahrungen über den Gang der Spannungsintensität fehlen aber ganz, denn diese wird durch die allein beachteten Verlängerungen und Verkürzungen nicht bestimmt, und es ist keineswegs gesagt, dass die Spannungsintensität in älteren Internodien verringert ist, in denen Epidermis, Mark und Holzkörper geringere Längendifferenzen geben. Eine Verkürzung kann in dem Holzkörper in jedem Falle nur gering sein, da die verholzten Elemente nur eine geringe Dehnung erfahren, wenn sie bis zur Zerreissung gespannt werden. Insofern die Dehnbarkeit der Gewebe abnimmt, muss überhaupt Verkürzung oder Verlängerung der isolirten Schichten geringer ausfallen, und zwar auch dann, wenn zugleich die Spannungsintensität erheblich zunimmt. Erlaubt es die physikalische Beschaffenheit der Gewebe, so können übrigens auch in ausgewachsenen Pflanzentheilen die isolirten Schichten sehr ansehnliche Dimensionsänderungen erfahren, so z. B. in den schon erwähnten Bewegungsgelenken und in den Staubfäden der Cynareen, in denen die negativ gespannten Theile, Gefässbündel und Epidermis, eine ansehnliche elastische Dehnbarkeit besitzen[1]).

So lange eine Ausgleichung der Spannungen durch Wachsen möglich, wird diese Spannung (cet. paribus) bei langsamem Längenwachsthum im Allgemeinen geringer sein als bei rascher Verlängerung. Vielleicht ist hierin auch begründet, dass, wie G. Kraus[2]) fand, die Zweigspitzen von Bäumen im Winter keine Längsspannung zeigten, und dass die langsam wachsenden unterirdischen dicken Ausläufer von Yucca und Dracaenaarten u. s. w. nach Sachs[3]) keine merkliche Gewebespannung erkennen lassen. Die allzugrosse Folgsamkeit der Gewebeschichten ist aber offenbar die Ursache, dass, wie in dem Urmeristeme, auch in jugendlichen Wurzeltheilen nur eine geringe Gewebespannung

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 100.
2) Bot. Ztg. 1867, p. 118. 3) Lehrbuch, IV. Aufl., p. 770.

trotz schnellen Längenwachsthums auftritt, desgleichen in den ausgewachsenen, aber zu geotropischen Beugungen und also zu Wachsthum befähigten Grasknoten [1]) die Gewebespannung nur schwach ist und die Längendifferenzen der isolirten Schichten in etiolirten Internodien kleiner ausfällt, als in den am Licht gewachsenen Pflanzen, deren negativ gespannte Gewebe aber auch im höheren Grade elastisch (also weniger dehnbar) werden. Da aber die Gewebespannung nicht von der Schnelligkeit des Wachsens allein und dieses nicht allein von jener abhängig ist, wird gewiss nicht immer die Zone des schnellsten Längenwachsthums die maximale Längsspannung bieten. Dass wenigstens die grösste Längendifferenz der isolirten Rinden- und Markgewebe nicht mit dem ausgiebigsten Wachsthum zusammenfallen muss, geht aus den Beobachtungen von G. Kraus [2]) hervor.

Die nöthigen Bedingungen für Spannungen sind auch in anderen als Stengeltheilen insbesondere in Wachsthumsverhältnissen, sowie in Ausbildung von Gewebecomplexen differenter physikalischer Eigenschaften gegeben, dabei aber keineswegs von einer Gewebedifferenzirung unbedingt abhängig. Denn trotz solcher ist in Grasknoten die Spannung sehr gering, während das morphologisch gleichartige Hyphengewebe in den Stielen grosser Hutpilze die peripherischen Theile negativ gespannt zeigt.

Eine gesonderte Besprechung bedarf noch die Wurzel, welche an den noch in die Länge wachsenden Zonen, trotz der vorhandenen Gewebesonderung, eine nur geringe Längsspannung zeigt. Dem entsprechend kommen nur geringe oder gar keine Krümmungen zu Wege, wenn man die fraglichen Wurzeltheile durch einen oder durch zwei gekreuzte Längsschnitte spaltet oder isolirte Lamellen untersucht. Eine gewisse negative Spannung des axilen, noch sehr wachsthumsfähigen Gefässbündelcylinders ist indess anzunehmen, da eine nach diesem concave Beugung allmählich erfolgt, wenn eine längsgespaltene Wurzel unter geeigneten Bedingungen gehalten wird [3]).

Die Längsspannung in älteren Wurzeltheilen verhält sich gerade entgegengesetzt wie die der Stengel, indem in jenen beim Isoliren sich am meisten die jüngsten cambialen Gewebe verkürzen und die äusserste Rinde sowie der centrale Holztheil sich am ansehnlichsten verlängern [4]). Die Ursache liegt hier darin, dass die noch wachsthumsfähigen Zellen bestrebt sind, in radialer Richtung zu wachsen, und wie früher erwähnt (II, § 3), ist die Dehnbarkeit der mit der Längsachse der Wurzel parallelen Richtung in dem Maasse geringer als die Dehnbarkeit der radial stehenden Wandungen, dass mit zunehmendem Turgor die Zellen niedriger, aber transversal verbreitert werden. Die jugendlichen Wurzelgewebe verlängern sich aber in der Richtung des besonders angestrebten Wachsens und stimmen darin mit den bezüglichen Stengelgeweben überein, die namentlich Längenwachsthum ausführen.

Als Belege für die Dimensionsänderungen in axiler Richtung seien folgende Beispiele nach den Beobachtungen von G. Kraus [5]) mitgetheilt. Die Messung geschah sogleich nach

---

1) Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. I, p. 207; Lehrbuch, III. Aufl., 1873, p. 708. De Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 473.

2) Bot. Ztg. 1867, Anhang, Tabelle III, p. 7.

3) Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 435.

4) De Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 41.

5) L. c., Tab. I. Statt der hier mitgetheilten absoluten Werthe sind die von Sachs (Lehr-

dem Isoliren und ohne zuvoriges Einlegen in Wasser. Die Länge des Internodiums ist = 100 gesetzt, die Verlängerungen sind als positive, die Verkürzungen als negative procentische Werthe ausgedrückt. Die absolute Länge der Internodien ist in mm angegeben.

	Nummer der Internodien I das jüngste.	Länge der Internodien mm	Längenänderung der isolirten Gewebe in Proc. des ganzen Internodiums. Epidermis	Rinde	Holz	Mark
Nicotiana tabacum	III—IV	42,2	—2,9	....	—1,4	+3,5
	V—VI	58,4	—2,9	—1,3	—0,8	+2,7
	VII—IX	102,0	—2,7	—2,1	0,0	+3,4
	X—XII	132,3	—1,4	—0,5	0,0	+3,4
	XIII—XV	95,2	—1,05	0,0	+0,8(?)	+4,0
			E. + R.		H.	M.
Sambucus nigra	I	12,8	—3,1		0,0	0,0
	II	47,0	—1,5		—1,0	+6,4
	III	122,0	—1,6		....	+6,5
	IV	151,5	—1,6		+0,3(?)	+6,1
	V	173,7	—0,2		+0,2(?)	+0,7
	VI	165,6	—0,5		—0,5	+0,1
			E.	R. + H.		M.
Helianthus tuberosus	I—IV	35,4	—4,3	—1,7		+6,8
	V—VI	70,8	—1,7	0,0		+6,6
	VI—VII	113,5	—0,9	—0,4		+4,4
	VIII	91,3	—0,5	0,0		+3,2
	IX—XI	98,0	0,0	+0,9(?)		+2,0

Werden mediane Längslamellen aus einem Internodium geschnitten und der Länge nach halbirt, so erfolgen die p. 28 erwähnten, nach der Epidermis concaven Krümmungen. Wie nach den oben mitgetheilten Resultaten zu erwarten, und wie auch direkte Messungen von Sachs zeigen, wird hierbei die Epidermis verkürzt, das Mark verlängert, und zwar ist die Ausdehnung dieses, am äussersten Bogen gemessen, ansehnlicher, als die Verkürzung der Epidermis. Die Messungen geschahen sogleich nach der Spaltung durch Anlegen einer auf Cartonstreifen gedruckten Millimetertheilung an die convexe, resp. concave Seite. So erhielt Sachs folgende Zahlenwerthe:

Name der Pflanze	Länge d. ganzen Internod. mm	Krümmungsradius der halbirten Lamelle cm	Verkürzung der concaven Seite Proc.	Verlängerung der convexen Markseite Proc.	Halbe Dicke d. Internod. mm
Sylphium perfoliatum					
Linke Hälfte	69,5	4	2,8	9,3	3
Rechte Hälfte	69,5	4	2,4	9,3	3
Sylphium perfoliatum Aelteres Internod.					
Linke Hälfte	190,0	3—4	2,8	9,5	3,5
Rechte Hälfte	190,0	3—4	2,6	10,8	4,5
Macleya cordata					
Hohl	134,5	5—6	0,74	7,1	3,3

buch IV. Aufl., p. 768) ausgerechneten Procentzahlen angeführt. Weitere Messungen bei Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 468.

1) Lehrbuch, IV. Aufl., p. 769.

In Folge der angestrebten Verlängerungen und Verkürzungen werden an einer Schnittfläche, soweit es eben der Gewebeverband erlaubt, die positiv gespannten Gewebe hervorgewölbt, die negativ gespannten eingezogen. Deshalb bildet auf einem durch ein gespanntes Internodium geführten scharfen Querschnitt das Mark einen hervorgewölbten Hügel, und bei einem Bewegungsgelenk von Mimosa, Phaseolus u. a. erhebt sich das parenchymatische Gewebe als Wulst um den centralen Holzkörper. An der Wurzel hingegen bildet das in der Längsrichtung negativ gespannte cambiale Gewebe (Fig. 3, *c*) eine Vertiefung, während Rinde (*r*) und Holzkörper (*h*) hervorgewölbt sind [1]).

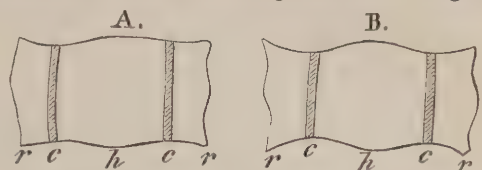


Fig. 3. Mediane Längslamelle aus der Hauptwurzel einer diesjährigen Pflanze von Dipsacus fullonum. *A* direkt nach dem Zerschneiden, *B* nach 15 Min. langem Aufenthalt in Wasser (nach de Vries).

Die im Dunklen erzogenen Pflanzen zeigen in den etiolirten Internodien immer eine geringere Gewebespannung, als die Lichtpflanzen. G. Kraus [2]) fand u. a. für das hypocotyle Glied von Phaseolus vulgaris zur Zeit des grössten Längenwachsthums als Längenunterschied zwischen isolirter Epidermis und Mark für die Lichtpflanze 5,8 Proc., für die Dunkelpflanze 3,0 Proc. In anderen Versuchen betrugen diese Werthe 6,4 Proc., resp. 3,4 Proc., ferner 2,7, resp. 0,6 Proc., und offenbar ist auch die Spannungsintensität geringer in den etiolirten Pflanzen. Die hauptsächliche Ursache dieses Verhaltens ist offenbar die geringere Ausbildung der Wandungen der Gefässbündelelemente, der Epidermis, des Collenchyms, überhaupt der negativ gespannten Gewebe. Indem diese auf ähnlichem Zustand verharren, wie in jugendlicheren Internodien, folgen sie dem Zuge der positiv gespannten Gewebe leichter, in denen übrigens augenscheinlich die Wandungen gleichfalls zarter bleiben und demgemäss durch gleiche Zugkraft ansehnlicher gedehnt werden. Damit erklärt sich im Wesentlichen auch die Ueberverlängerung der Internodien an den im Dunklen erzogenen Pflanzen (II, § 31).

Da das Mark, übrigens auch jedes andere positiv gespannte Gewebe, dehnend auf die negativ gespannten Gewebe wirkt, und die Grösse der Dehnung ein für das Flächenwachsthum der Zellhaut wesentlicher Factor ist, so wird im Allgemeinen dieserhalb das Wachsthum in negativ gespannten Complexen beschleunigt. Das Maass der Dehnung ergibt sich aber als Resultante aus den Wirkungen der Gewebespannung und des Turgors in den Zellen des negativ gespannten Gewebecomplexes, und somit ist auch der von positiv gespannten Gewebecomplexen ausgehende Zug, soweit es Dehnung betrifft, nicht die einzige Ursache des Wachsens. Allerdings wird gegebenen Falles die Turgordehnung allein nicht ausreichen, um Flächenwachsthum der Zellhaut einzuleiten, und für abgestorbene, aber noch wachsende Elementarorgane, wie für Gefässe, wird Dehnung allein durch Gewebespannung gewonnen. In Epidermen, ebenso in anderen unter hohe negative Spannung gerathenden Geweben, dürfte ohne den von anderen Geweben ausgeübten Zug wohl allgemein das Wachsthum schon früher stille stehen, als es im Gewebeverband zutrifft. Dafür spricht auch, dass G. Kraus [3]) die in Wasser gelegte abgezogene Epidermis tagelang auf gleicher Länge verharren sah, während das isolirte Mark sich bei gleicher Behandlung erheblich verlängerte. Wird aber mit Ausschluss des Lichtes die Verdickung und Cuticularisirung der Epidermis eingeschränkt, so kann diese offenbar öfters noch fortwachsen, nachdem Wachsthum und positive Spannung im Mark erlosch. Denn dieses wird angezeigt durch den in den Zellreihen der Epidermis und der Rinde in etiolirten Internodien zuletzt nicht selten auftretenden schraubigen Verlauf (Windungen) [4]). Hiernach strebten also gegen Ende des Wachsthums die peripherischen Gewebe ein relativ ansehnlicheres Längenwachsthum an, das die Ursache der fraglichen Torsionen wurde. Offenbar ist auch die damit auftretende, mehr oder weniger prosenchymatische Form der Epidermiszellen eine Folge des be-

---

1) De Vries, l. c.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 240. Vgl. auch Rauwenhoff, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 5, p. 295.

3) Bot. Ztg. 1867, p. 123. — G. Kraus schreibt unrichtig alle Wachsthumskraft dem Mark zu. — Hales (Statik 1748, p. 188) hat schon auf die Bedeutung des Marks für Wachsen hingewiesen.

4) Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage p. 17; G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot., l. c., p. 250.

züglichen Längenwachsthums, resp. der Torsionen. Uebrigens dürften noch mehrfach Fälle aufzufinden sein, in denen das Längenwachsthum nach Erlöschen der positiven Markspannung fortdauert. Vielleicht trifft dieses in manchen frühzeitig hohl werdenden Stengeln zu, und in den Bewegungsgelenken von Papilionaceen u. s. w. bringt es das die resistenten Gefässbündel umgebende Parenchym, ohne einen vom Mark ausgehenden Zug, zu einer hohen positiven Spannung.

Ausser der sogleich mit dem Isoliren gewonnenen Längenzunahme erfahren positiv gespannte Gewebe noch weitere Verlängerung, wenn sie in Wasser gelegt werden. G. Kraus[1]) fand, dass unter diesen Umständen sich Markcylinder einige Stunden, selbst einen Tag lang, und günstigen Falles bis um 40 Proc. verlängerten. Solche Längenzunahme wird auch durch vermehrte Beugung von längsgespaltenen Internodien angezeigt, die z. B. in Wasser gelegte Streifen aus einem hohlen Blüthenschaft von Leontodon taraxacum ziemlich schnell zu spiraliger Einrollung bringt. Diese Längenzunahme wird in Bewegungsgelenken von Phaseolus u. s. w. wohl allein durch Dehnung innerhalb der Elastizitätsgrenze erreicht, während letztere im Mark wohl zumeist bei Fortdauer des Versuches überschritten und somit eine nicht rückgängig zu machende Verlängerung, d. h. Wachsthum erzielt wird.

In trockener Luft führt der Transpirationsverlust bald eine Verkürzung des Markes durch Aufheben der Turgordehnung, eventuell auch durch Collabiren der Zellen herbei. Wird indess die Transpiration, etwa durch Einschliessen in ein Glasrohr, gehemmt, so vermag sich ein isolirter Markcylinder noch Tage lang zu verlängern, selbst wenn er dabei ein wenig Wasser durch Verdampfung verliert. Als Sachs[2]) aus einem 235,5 mm langen Sprosstheil von Senecio umbrosus ein Markprisma isolirte, verlängerte sich dieses sogleich um 5,7 Proc. Durch Tuschestriche wurde dasselbe dann in 3 Theile getheilt, von denen I das älteste, III das jüngste Stück umfasste; I war 100 mm, II = 100 mm, III = 49,9 mm lang. Nach einem 14stündigen Aufenthalt des Markprismas in einem beiderseits verkorkten Glasrohr hatten an Länge gewonnen I um 4,5 mm, II um 6,5 mm, III um 2,0 mm (4,1 Proc.), dabei hatte das Mark 0,15 gr Wasser verloren (ursprüngliches Gewicht des Markes 5,3 gr). Nach weiterem 26stündigen Aufenthalt im Glasrohr war I um 4,5 mm, II um 6,5 mm verlängert, III aber um 0,5 mm verkürzt, während das Gewicht des Markprismas constant geblieben war. Dieses nun in Wasser gelegt, nahm in 6 Stunden 6,0 gr auf und zeigte folgende Längenzunahmen: I um 16,8 Proc., II um 21,6 Proc., III um 21,6 Proc.

Da bei Aufenthalt in Luft die Oberfläche des Markprismas auffallend trocken wurde, entzogen offenbar innere Zellen den äusseren Wasser. Durch die Verlängerung jener kam eine negative Spannung der Peripherie zu Wege, welche die beim Längsspalten nach Aussen concave Beugung anzeigte. Auch vermögen ältere Theile dem jüngeren Mark Wasser zu entziehen, da letzteres sich ja endlich verkürzte, während das Gewicht des Ganzen constant blieb[3]). Ob ferner noch eine Formänderung der Zelle, d. h. eine Zunahme des Längs- und eine Abnahme des Querdurchmessers mitwirkte, hat Sachs nicht untersucht. Im Wesentlichen handelt es sich um einen ähnlichen Vorgang, wie ihn in Luft hängende Sprosse bieten, deren jüngere Theile fortwachsen, während ihnen die älteren welkenden Theile Wasser liefern (vgl. I, § 21 u. 65). In den wachsenden Zellen ist dabei durch die Volumzunahme und die damit verknüpfte Herabsetzung des Turgors eine Ursache für Anziehung von Wasser gegeben, das sich nach Maassgabe der relativen Anziehungskräfte im Gewebe vertheilt. Daraus ist auch leicht zu folgern, dass der Inhalt wachsender Zellen, um weniger wachsenden Zellen Wasser entziehen zu können, an osmotischer Leistungsfähigkeit (d. h. hinsichtlich der bei reichlicher Wasserzufuhr erreichbaren Druckkraft) nicht nothwendig bevorzugt sein muss.

An mikroskopischen Schnitten aus verlängerungsfähigem Mark werden die einzelnen Zellen gleichfalls länger und schmaler sein, als sie im Internodium bei positiver Spannung waren. Mit Abnahme dieser verlängern sich die Zellen weniger und erscheinen nun an mi-

---

1) Bot. Ztg. 1867, p. 123. Aehnliche Versuche bei N. J. C. Müller, Bot. Unters. 1872, Bd. I, p. 51.

2) Lehrbuch, IV. Aufl., p. 775.

3) Dass Mark eines gewissen Alters in Wasser liegend sich am meisten verlängert, also Wasser am reichlichsten aufnimmt, geht aus Erfahrungen von G. Kraus hervor (Bot. Ztg. 1867, p. 123).

kroskopischen Schnitten länger und breiter, ohne indess im Internodium eine andere Gestalt als früher haben zu müssen. G. Kraus[1]), der diese Thatsachen constatirte, übersah, dass dieselben eine nothwendige Folge der abnehmenden und endlich erlöschenden Expansionsfähigkeit sind. Ausgeschlossen bleibt dabei nicht, dass mit erloschenem Längenwachsthum vielleicht in höherem Grade als früher ein Breitenwachsthum angestrebt wird, wie solches ja auch für die cambialen Zellen der nicht mehr in die Länge wachsenden Wurzeln zutrifft.

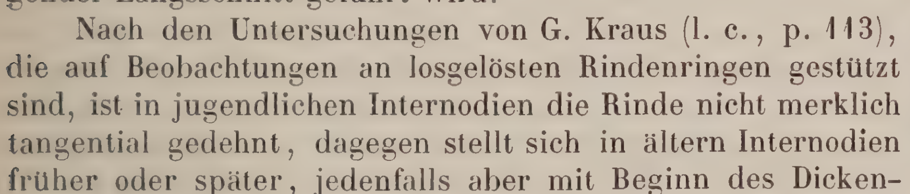
Intensität der Spannung. Dass diese sehr ansehnlich sein kann, geht aus den in § 11 (Bd. I) mitgetheilten Thatsachen hervor, nach welchen die Expansionskraft des Markes einer Helianthuspflanze $13\frac{1}{2}$ Atmosphären, des Parenchyms in den Bewegungsgelenken von Phaseolus mindestens 7 Atmosphären gleichkommt. Hohe Werthe ergibt auch die Bestimmung des Gewichtes, durch welche die beim Isoliren verkürzten Gewebe wieder auf die Länge des Internodiums gedehnt werden. Aus Versuchen Hofmeister's[2]) mit dem Holzkörper von Ricinus communis ergab sich, dass in einem jungen Internodium hierzu ein Zug von 9,3 gr, in einem schon älteren Internodium von 50 gr pro qmm nöthig war (10,3 gr = 1 Atmosphäre). Da nun die Fläche der Gewebe, nicht aber der wirksamen Zellhaut bestimmt wurde, so lässt sich aus den gewonnenen Zahlen nicht ersehen, in wie weit in Verdickung oder in veränderter Qualität der Wandungen die Ursache der höheren Elastizität begründet ist. Jedenfalls ist aber zur Dehnung des Holzkörpers in älteren Internodien eine höhere Gesammtarbeit um so mehr nöthig, als jener an Mächtigkeit zunimmt. Etwas anderes folgt auch nicht aus Versuchen von G. Kraus[3]) mit abgezogenen Epidermen, in denen übrigens die für die Flächeneinheit nöthige Zugkraft nicht bestimmt wurde.

Querspannung.

§ 8. Nach radialer Ausdehnung strebende Gewebe bringen in den umkleidenden Schichten eine tangentiale Dehnung zu Wege. Dieserhalb verkürzt sich die von einem Holzkörper abgelöste, negativ gespannte Rinde, und es bleibt nun ein klaffender Spalt, wenn der abgelöste Rindenring um den Holzkörper gelegt wird (Fig. 4 bei *c*). Dieser Spannungsverhältnisse halber entsteht ferner ein klaffender Spalt, wenn in ein Internodium oder in eine aus diesem entnommene Querscheibe ein bis in den Holzkörper oder bis in das Mark eindringender Längsschnitt geführt wird.



Fig. 4. An einem Internodiumstück aus einem dreijährigen Zweig von Salix caprea wurde die Rinde abgeschält und dann wieder um den Holzkörper gelegt.



Nach den Untersuchungen von G. Kraus (l. c., p. 113), die auf Beobachtungen an losgelösten Rindenringen gestützt sind, ist in jugendlichen Internodien die Rinde nicht merklich tangential gedehnt, dagegen stellt sich in ältern Internodien früher oder später, jedenfalls aber mit Beginn des Dickenwachsthums, Querspannung zwischen der Rinde und dem umschlossenen Gewebekörper ein. Diese Querspannung erreicht, nach der Verkürzung der Rinde beurtheilt, die übrigens kein Maass für die Spannungsintensität ist, in Internodien eines gewissen Alters ein Maximum, um weiterhin auf etwas geringere Werthe zu sinken. Dieses Spannungsmaximum fällt schon bei den nur einjährigen Stengeln von Dahlia, Helianthus u. a. (l. c., Tab. V, p. 14) in mehr oder weniger vom Boden entfernte Internodien, und zwar auch dann, wenn ein

---

1) Bot. Ztg. 1867, p. 112. 2) Pflanzenzelle 1867, p. 276; Flora 1862, p. 150.

3) Bot. Ztg. 1867, Tabellen p. 9. — Kraus hat irrigerweise die Dimensionsänderung isolirter Gewebe als Maass der Spannungsintensität angesprochen.

merkliches Einreissen der Rinde nicht stattfindet. Wo letzteres an Holzpflanzen eintritt, ist damit eine merkliche Senkung der Querspannung verknüpft, die also mit der ersten sichtbaren Borkebildung ein Minimum aufweist, welches demgemäss mit der Entwicklung der Pflanze am Stamme und an den Aesten aufwärts fortrückt.

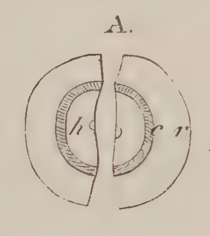
Dieser Spannungsgang ist offenbar in erster Linie bedingt durch das Dickenwachsthum, welches bekanntlich zum Einreissen der Rinde führt, indem die abgestorbenen oder nur wachsthumsunfähig gewordenen Gewebe der Rinde der gewaltsamen Dehnung nicht mehr zu folgen vermögen. Begreiflicherweise wird durch Einreissen der Rinde eine Senkung der Spannung erzielt, die übrigens in den Continuität bewahrenden und neugebildeten Rindenschichten sehr wohl wieder das frühere Maass erreichen oder gar überschreiten mag. In der Natur ist der factische Gang der Spannung von dem Dickenwachsthum nicht allein abhängig, da u. a. Variationen der Spannung durch den wechselnden Wassergehalt der Pflanzentheile und die durch Temperaturwechsel erzielten Dimensionsänderungen hervorgerufen werden. Ferner bewirkt die winterliche Ruhe, im Verein mit den klimatischen Einflüssen u. s. w., dass im Frühjahr zwischen Holzkörper und Rinde eine geringere Spannung besteht, die gegen den Herbst hin allmählich an Intensität gewinnt, wie sich aus der später (II, § 36) zu besprechenden Bildung der Jahresringe ergibt. Die Existenz dieser deutet auf einen analogen Spannungsgang in der Wurzel, und nach den Erfahrungen von G. Kraus und de Vries[1]) ist die Spannung zwischen Rinde und Holzkörper in älteren Wurzeln und Stengeln gleichsinnig, und wie in jungen Internodien besteht auch in den jugendlichen Wurzeltheilen keine merkliche Querspannung. Die Ausbildung der Jahresringe zeigt einen im Herbst gesteigerten Druck auf Cambium und jugendliche Holzlagen an, während die einfachen Dimensionsänderungen über die Intensität der Spannung nichts aussagen, und wie in longitudinaler Richtung nimmt auch in radialer und tangentialer Richtung die Dehnbarkeit der Wurzelgewebe mit zunehmender Ausbildung ab.

An Querscheiben aus Internodien, Wurzeln u. s. w. ändert sich übrigens die Querspannung, indem, soweit es der Gewebeverband erlaubt, die positiv gespannten Gewebe sich über die Schnittfläche hervorwölben, die negativ gespannten sich in der Längsrichtung zusammenziehen (vgl. p. 33)[2]). Die hiermit angestrebte Abnahme, resp. Zunahme des Querdurchmessers wird je nach Umständen die Spannung in transversaler Richtung verstärken oder verringern, kann eventuell sogar eine positive in eine negative Spannung überführen und umgekehrt (vgl. p. 25). Diesem Umstand hat G. Kraus in seinen an Querscheiben angestellten Versuchen keine Rechnung getragen, die übrigens den Gang der Rindenspannung in etwas älteren Internodien wenigstens in den Hauptzügen richtig wiedergeben dürften. Dagegen muss es fraglich bleiben, ob nicht schon in jugendlichen Internodien eine Querspannung eintritt, indem das positiv gespannte Mark einen radial nach Aussen gerichteten Druck ausübt, der erlischt, indem das an Querscheiben sich etwas verlängernde Mark im Durchmesser abzunehmen bestrebt ist. Als nothwendig kann übrigens solcher

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 44.
2) Vgl. auch Detlefsen, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 38.

Radialdruck seitens des Markes nicht aus den bekannten Thatsachen gefolgert werden, und die Erfahrungen von de Vries zeigen, dass in älteren Wurzeln das nach Dickenwachsthum strebende und in querer Richtung positiv gespannte Cambialgewebe in Richtung der Längsachse der Wurzel negativ gespannt ist (vgl. p. 31).

Der nach Erweiterung des Durchmessers strebende Cambialcylinder übt zugleich einen Zug auf den umschlossenen Holzkörper der Wurzel aus. Analog wird aber auch nicht selten das Mark in radialer Richtung gedehnt, indem durch entsprechendes Wachsthum des Holzkörpers der von diesem umschlossene Raum erweitert wird. Dass in der That hierbei das Mark negativ gespannt werden kann, zeigen schlagend die theilweise schon während des Längenwachsthums hohl werdenden Internodien von Leontodon taraxacum, Dahlia, Sylphium u. a., in denen das übrigens noch turgescente und in longitudinaler Richtung positiv gespannte Mark eben zerreisst, weil es nicht genügend schnell in die Dicke wächst. Auch das Hohlwerden der Stiele mancher Arten von Agaricus erklärt sich auf diese Weise, doch ist bis dahin noch unzureichend verfolgt, in wie weit Zerreissungen das noch wachsthumsfähige oder das bereits im Absterben begriffene Mark treffen[1]). Die bezügliche negative Spannung des Markes resp. des Holzkörpers älterer Wurzeln macht sich auch bemerklich, wenn eine Querscheibe der Wurzel oder der schon in Dickenzunahme begriffenen, aber noch einen soliden Markcylinder besitzenden Internodien durch einen axilen Schnitt halbirt wird. Indem in der Wurzel der cambiale Ring (Fig. 5, *c*) seinen Umfang erweitert und der Holzkörper (*h*) sich quer zusammenzieht, wird dieser an der Schnittfläche concav (Fig. 5). Aus gleichen Gründen gestaltet sich ähnlich das Mark, wenn der Versuch mit geeigneten Internodien angestellt wird[2]).



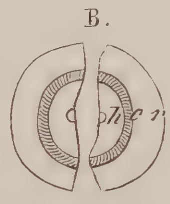


Fig. 5. Durch einen Medianschnitt gespaltene Querscheiben einer diesjährigen Hauptwurzel von Dipsacus fullonum. *A* direkt nach dem Zerschneigen, *B* 15 Minuten nach dem Einlegen in Wasser, *h* Holz, *c* Cambialzone, *r* Rinde. (Nach de Vries.)

Aus dem Mitgetheilten geht zur Genüge hervor, dass das Verhältniss zwischen Längs- und Querspannung mit dem Entwicklungsgang, auch schon mit dem Wassergehalt der Pflanzentheile u. s. w. variabel ist. Eine solche zeitliche Aufeinanderfolge, dass erst mit Abnahme der Längsspannung die Querspannung beginnt, wie es G. Kraus[3]) annimmt, hat keine allgemeine Gültigkeit. Das ungleiche Ausdehnungsstreben eines Gewebes in longitudinaler und tangentialer Richtung kann man mit Hofmeister[4]) annähernd demonstriren, indem man die verschiedene Krümmung beachtet, welche ein aus einem hohlen Stengel oder Blatt entnommener und einseitig aufgeschnittener Querring im Vergleich zu einer Längslamelle desselben Objectes erfährt.

Von den zahlreichen Versuchen G. Kraus' führe ich hier nur die mit einem blühenden Exemplar von Helianthus tuberosus erhaltenen Resultate an (l. c., Tab. V, Nr. 12). An einer herausgeschnittenen Scheibe des Internodiums wurde in der durch Fig. 4 versinnlichten Weise die Rinde losgelöst und dann ohne gewaltsame Dehnung in ihre zuvorige Lage gebracht. Darauf wurde durch angelegte Papierstreifen der Umfang von einem Spaltrand

---

1) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 419, 548. Es sind hier auch Beispiele erwähnt, die auf eine Zusammenpressung des Markes in anderen Fällen hindeuten.

2) Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 773.

3) Bot. Ztg. 1867, p. 107 u. 115.

4) Pflanzenzelle 1867, p. 271.

bis zum anderen gemessen (Columne 2) und so durch Subtraction von dem zuvor gemessenen Umfang des unverletzten Internodiums (Col. 1) die Verkürzung der Rinde bestimmt. Die Col. 3 gibt die in Procentzahlen umgerechnete Verkürzung an. Die Zahlen I—XI sind von der Wurzel ab gezählt. Die eingeklammerten cm geben an, um wieviel an der Pflanze der zur Analyse benutzte Rindenring II von III, III von IV u. s. w. entfernt war. Nr. I befand sich 10 cm oberhalb der Wurzel. Nr. VII befand sich unmittelbar unter dem stärksten Ast der Pflanze.

	1 Vor Ablösung der Rinde mm	2 Nach Ablösung der Rinde mm	3 Procentzahlen
I (10 cm)	99,0	98,0	1,1
II (15 cm)	89,0	87,1	2,2
III (15 cm)	88,0	86,0	2,3
IV (20 cm)	84,0	82,0	2,4
V (20 cm)	85,0	82,5	3,0
VI (25 cm)	84,0	81,2	3,4
VII (30 cm)	79,0	76,7	3,0
VIII (20 cm)	75,0	73,6	1,9
IX (25 cm)	65,0	64,0	1,6
X (40 cm)	50,0	49,5	1,0
XI (20 cm)	42,0	41,7	0,7

Einen so regelmässigen Gang ergeben übrigens keineswegs alle Versuche. Verschiedene Ursachen, die Schwankungen der Gewebespannung herbeiführen, sind in § 10 und 11 (Bd. II) behandelt.

Die spezifisch ungleiche Zeit der Borkebildung, sowie die verschiedene Gestaltung dieser kann hier nicht behandelt werden. Der verschiedene Verlauf der Rissbildung ist von mannigfachen Ursachen abhängig, insbesondere von Cohäsionsverhältnissen, dem anatomischen Bau, sowie von der Gestaltung des Ganzen. Durch Zusammenwirken der maassgebenden Factoren zerreisst die Borke an den zu ellipsoidischen Formen heranwachsenden Stämmen von Testudinaria und Beaucarnea in mehr oder weniger regelmässige Polygone.

Schichtenspannung.

§ 9. In Zellhäuten, in denen cuticularisirte und nicht cuticularisirte Schichten vereinigt sind, fehlt Schichtenspannung wohl niemals, und zwar pflegen in imbibirten Wandungen die cuticularisirten Schichten negativ gespannt zu sein. Demgemäss biegen sich Zellhautstücke, die ihren Bestrebungen frei folgen können, concav nach der Cuticula, resp. gleichen in diesem Sinne einen Theil der bisherigen Krümmung aus. Es ist nicht schwer, durch einen der Oberfläche parallelen Schnitt aus Blättern und Stengeln der verschiedensten Pflanzen Epidermisfragmente zu gewinnen, an denen keine Zelle ungeöffnet blieb, und derartige Stückchen finden sich auch häufig an Epidermisstreifen, die von Blättern (Allium, Hyacinthus u. s. w.) abgezogen wurden. An solchen Fragmenten erfolgt sogleich eine nach Aussen concave Beugung, welche in Wasser bis zur spiraligen Einrollung fortschreiten kann. Ein merkliches Klaffen stellt sich auch an den durch einen Querschnitt gewonnenen und einseitig aufgeschlitzten Ringen der Internodien von Nitella her, ebenso bieten die aufgeschlitzten Zellen von Acetabularia, sowie Zellhautfragmente von Vaucheria entsprechende

Beugungen[1]. Weiter können u. a. Abschnitte aus der Wandung von Pollenkörnern und Sporen von einer Schichtenspannung Kenntniss geben.

Uebrigens ist die Existenz von Schichtenspannung nicht an Cuticularisirung gebunden. Vielleicht fehlt eine gewisse Schichtenspannung keiner Wandung, die einige Elastizität besitzt und Spannungsdifferenzen nicht allzuleicht durch Wachsthum ausgleicht. Auch muss ja schon die Turgordehnung, resp. deren Aufhebung, Spannungen in den miteinander verketteten Zellhautschichten hervorrufen. Es sind diese Spannungserscheinungen noch nicht ausgedehnter verfolgt, doch ist z. B. durch Nägeli bekannt, dass mit künstlich gesteigerter Quellung die äussern Schichten von Bastfasern eventuell bis zur Zersprengung gedehnt werden[2]. Schichtenspannung ist auch nicht auf Zellwandungen beschränkt, sondern bildet sich gleichfalls in anderen organisirten Körpern aus; so in Stärkekörnern, in denen sie, wenigstens beim Trocknen, durch entstehende Risse bemerklich wird[3].

Die Ausbildung der Schichtenspannung fällt unter wesentlich gleiche Gesichtspunkte wie die Gewebespannung und soll hier nicht näher behandelt werden. Die negative Spannung der Cuticula erklärt sich aus deren geringerer Imbibitions- und Wachsthumsfähigkeit. Letztere wird durch die Sprengungen bemerklich, welche die Cuticula an verschiedenen wachsenden Zellen erfährt[4]. Vermöge der höheren Imbibitionsfähigkeit verlieren die nicht cuticularisirten Schichten beim Trocknen oder beim Einlegen in Salzlösungen relativ am meisten Wasser und die zuvor erzielten Krümmungen werden damit mehr oder weniger verringert oder auch in entgegengesetzte Beugungen übergeführt. Die mit dem Wasserverlust modificirten Spannungen zeigen auch Torsionen an, welche manche Haare u. s. w. beim Trocknen erfahren und bei Imbibition wieder ausgleichen.

Wie durch jede Spannung, wird auch durch Schichtenspannung eine gewisse Biegungsfestigkeit erreicht. Doch hat die Schichtenspannung für Festigung der Gewebe jedenfalls nur geringe Bedeutung. Hofmeister's[5] Annahme, dass durch Schichtenspannung und die Spannung der Zellwandungen gegeneinander wesentlich Straffheit gewonnen werde, beruht auf einer irrigen Auffassung, deren Grundfehler namentlich in der Verkennung der Bedeutung des Turgors wurzelt. Ein näheres Eingehen auf Hofmeister's Auffassungen ist nach dem in Kap. II (Bd. II) Mitgetheilten unnöthig. Die Argumente, mit denen Hofmeister operirt, zeigen im Grunde genommen nur, dass die fraglichen, vom Turgor unabhängigen Spannungen existiren und die Zellwandungen für sich eine gewisse Biegungsfestigkeit besitzen. Dass diese durch Spannung gesteigert wird, ist in keinem Hofmeister'schen Versuche dargethan.

Beeinflussung der Gewebespannung durch die Aussenwelt.

§ 10. Alle die äusseren Eingriffe, welche Wachsthumsvorgänge beeinflussen, werden auch auf die Spannungszustände mehr oder weniger wirken können, und wie diese u. a. im Dunkeln anders als am Licht sich gestalten, ist bereits mitgetheilt. Es ist aber nicht die Absicht, hier weiter auf die mit dem Wachsthum erzielten Spannungsänderungen einzugehen, von denen hier nur solche berührt werden sollen, welche vermittelt werden durch von äusseren

---

1) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 82; Pflanzenzelle 1867, p. 267.

2) Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1864, Bd. 2, p. 154.

3) Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 39; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 430.

4) Beispiele bei Hofmeister, Pflanzenzelle p. 219.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. II, p. 256; Pflanzenzelle 1867, p. 267.

Agentien hervorgerufene Expansionsänderungen, aus denen freilich Wachsthum als Folge sich ergeben kann.

Ausser durch Wärmeausdehnung werden Dimensionsänderungen der Elementarorgane und der Gewebe durch alle die Umstände herbeigeführt, welche die Imbibition der Wandung und den Turgor der Zellen schwanken machen, und gewöhnlich wird damit auch die Spannungsintensität variiren. Turgor und Imbibition sind aber von dem Wasservorrath in der Pflanze abhängig und mit diesen veränderlich, ebenso können Schwankungen jener durch Wärme, Licht, mechanische Erschütterungen u. s. w. herbeigeführt werden. Von der Erschlaffung wachsender Pflanzentheile durch Erschütterung war schon früher (II, § 5) die Rede, und die Reizbewegungen von Mimosa, Staubfäden der Cynareen u. a. liefern Beispiele, wie schon ein leichter Stoss eine bedeutende Senkung des Zellturgors und der Gewebespannung herbeiführt. Da aber die mit oder ohne Wachsthum erzielten Bewegungsvorgänge späterhin behandelt werden (Cap. VI u. VII), so finden diese hier nur beiläufig Erwähnung, während im Allgemeinen auf die vermittelst Turgor oder Imbibition erzielten Spannungsschwankungen hingewiesen wird. Uebrigens berücksichtigen wir hier nur die in der Natur wirksamsten Ursachen, nämlich die Schwankungen des Wassergehaltes in der Pflanze und einige Erfolge, welche durch Licht und Temperatur erzielt werden.

Durch Wasserverlust werden in verschiedenen Geweben sehr ungleiche Dimensionsänderungen erzielt. Diese hängen in todten Geweben nur von der Imbibition ab, durch welche, wenn wir von den sehr quellungsfähigen Wandungen der Nostocaceen, von Laminaria u. s. w. absehen, nur mässige Verlängerungen und Verkürzungen zu Wege kommen. Mit dem Turgor wird die durch diesen erzielte Dehnung aufgehoben, welche, wie aus Früherem hervorgeht, sehr verschieden ist, übrigens sehr ansehnlich ausfallen kann, wenn die Wandungen, wie in den Staubfäden der Cynareen, einen grossen elastischen Spielraum gewähren. Durch diesen ist aber nicht allein die erzielte Verkürzung bestimmt, indem erschlaffte zartwandige Gewebe einem Druck wenig Widerstand leisten, und dem entsprechend leicht comprimirt werden. In solchen Geweben vermag Imbibition eine nennenswerthe Expansionskraft nicht zu erzeugen, da angestrebte Verlängerungen Ausbiegung und Faltung der Zellhäute herbeiführen. Sind diese aber kräftig genug, dann werden mit der Wasseraufnahme in trockene oder ungesättigte Zellwände gewaltige Dehnkräfte gewonnen, wie die mächtige Druck- oder Zugkraft lehrt, welche quellendes oder trocknendes Holz gegen Widerlagen oder angehängte Lasten ausübt.

Die Kraft, mit welcher das Imbibitionswasser angezogen wird, und die Micellen demgemäss auseinander gedrängt werden, ist der Intensität nach weit ansehnlicher, als die gleichfalls oft erhebliche osmotische Leistung. Da demgemäss durch diese das Wasser weniger fest gehalten ist, so wird der Turgor schon durch eine Wasser entziehende Wirkung, mag diese durch Verdampfung oder durch Salzlösung erzielt sein, aufgehoben, welche der Zellhaut nur einen sehr geringen Theil ihres Imbibitionswassers entreisst (vgl. I, § 4 u. 20). Die mit noch weitergehender Entziehung des Imbibitionswassers hinsichtlich der Spannungszustände erzielten Erfolge kommen wesentlich für Pflanzen und Pflanzentheile in Betracht, deren Turgor aufgehoben und deren Lebensthätigkeit deshalb ganz oder theilweise sistirt oder auch dauernd vernichtet ist.

Uebrigens bedarf es zur Herstellung des bezüglich der Wasservertheilung angestrebten Gleichgewichts einer gewissen und oft erheblichen Zeit, und deshalb können z. B. in der Rinde eines Baumes Zellwandungen relativ weit ausgetrocknet sein, während weiter nach Innen turgescente Zellen vorhanden sind.

Je nach der Qualität der Gewebe und deren Vereinigung, nach Grösse des Wasserverlustes und nach anderen maassgebenden Verhältnissen werden natürlich Spannungsschwankungen verschiedener Art und verschiedener Intensität erzielt. Im Näheren kann hierauf nicht eingegangen werden, und da schon an anderen Stellen verschiedene bezügliche Beispiele genannt sind, so genüge hier der Hinweis auf einige Fälle. Die Umkehrung der Spannung trifft, wenn dehnbare Gewebe vorliegen, mit Verlust des Turgors nicht selten zu. So wird hiermit die longitudinale Zugspannung des Markes häufig in Druckspannung verwandelt, und in den Staubfäden der Cynareen wird das zuvor positiv gespannte Parenchymgewebe mit Verlust, auch schon mit gewisser Aufhebung des Turgors, negativ gegen Gefässbündel und Cuticula gespannt (II, § 5). Dass Umsetzungen dieser Art auch durch Imbibitionswechsel erzeugt werden, geht aus den gelegentlich der Schichtenspannung mitgetheilten Thatsachen hervor. Dass eventuell die Expansionsänderungen in Richtung verschiedener Achsen einen ungleichen Werth haben, ist u. a. für die cambialen Zellen älterer Wurzeltheile bekannt, die im isolirten Zustand mit steigendem Turgor kürzer, aber breiter werden und entsprechende Ausdehnung im Gewebeverband anstreben (II, § 8). Ferner ist z. B. die durch Imbibition vermittelte Ausdehnung trocknen Holzes bei Wasserzufuhr in den unten mitgetheilten Beispielen 11- bis 26mal grösser, als in longitudinaler Richtung.

Vermöge der durch Trocknen erzielten Spannungen entstehen in todten Baumstämmen Längsrisse, welche sich mit Wasserzufuhr ganz oder theilweise schliessen. Diese Zerreissungen und die verursachenden Spannungen sollen hier übrigens weder hinsichtlich der Baumstämme[1]), noch für die Stärkekörner (vgl. II, § 9) besprochen werden. Dass Wasserzufuhr durch Steigerung des Turgors oder der Imbibition (resp. beider) zu Beugungen und Drehungen führen kann, ist mehrfach erwähnt. Derartige Bewegungen kommen an todten Gewebecomplexen vielfach mit Verlust des Imbibitionswassers zu Stande. Es sei hier nur erinnert an die mit dem Trocknen erfolgende Beugung von Holzstücken, an das Oeffnen des Hüllkelchs von Helichrysum, an die Drehungen der Grannen an den Spelzen von Stipa und an den Fruchtklappen von Erodium, Bewegungen, die jederzeit durch Wasser wieder rückgängig gemacht werden können.

Weil das Imbibitionswasser verhältnissmässig fest gebunden ist, kommen die durch Verlust von Imbibitionswasser erzielten Verkürzungen von Zellhäuten und Zellhautschichten und die hiervon abhängigen Bewegungen wesentlich erst nach Aufhebung des Turgors zu Stande, wenigstens da, wo ein Gleichgewichtszustand in der Wasservertheilung leicht erreicht wird. Dem entsprechend bewirkt auch eine Salzlösung, welche den Turgor aufhebt, an den mit Wasser völlig imbibirten oben genannten Objecten (Grannen von Stipa, Erodium u. s. w.) zwar merkliche, doch relativ geringe Bewegungen[2]). An lebenden Baumstämmen sind übrigens die wohl wesentlich von Imbibitionsänderung abhängigen Verän-

1) Näheres bei Nördlinger, Die technischen Eigenschaften der Hölzer, 1860.

2) Vgl. auch Hofmeister, Zelle 1867, p. 268; de Vries, Mechan. Ursachen d. Zellstreckung 1877, p. 74 u. 84.

derungen des Durchmessers ansehnlich genug, um bei vermehrter Wasserzufuhr eine merkliche Umfangszunahme des Stammes hervorzurufen. Eine solche constatirten Hales[1]) und Duhamel[2]) nach einem Regen, indem sie die Umfangszunahme mit Hülfe eines um den Baum gelegten Metalldrahtes controlirten. Da das Holz in transpirirenden Pflanzen ungesättigt ist (vgl. I, Kap. IV), so vermag es natürlich noch Wasser aufzunehmen, und in der Rinde werden gelegentlich die todten Massen sehr weit austrocknen. Durch entsprechende Ausdehnungen kann natürlich auch die Querspannung gesteigert werden, doch wird diese nicht allein durch Imbibitionsänderungen, sondern auch durch Wachsthumsvorgänge erzeugt, und würde sich selbst bei constantem Imbibitionszustand der Wandungen ausbilden.

Nachstehend ist nach Villari[3]) für einige Holzarten angegeben, um wie viel die Längeneinheit sich verlängert, wenn trockenes Holz in den imbibirten Zustand übergeführt wird. Die Columne 3 gibt weiter das Verhältniss zwischen den Ausdehnungscoefficienten in radialer Richtung des Querschnitts und longitudinaler Richtung an. Gleichzeitig sind die von demselben Forscher für trockenes Holz gefundenen Ausdehnungscoefficienten für Erwärmung mitgetheilt. Die Bestimmungen wurden zwischen 2 und 34° C. ausgeführt. Mit höherer Temperatur stellt sich eine andere Verlängerung heraus und über 90° C. werden die Coefficienten sogar negativ.

	Ausdehnungscoefficient für Imbibition		a : b	Ausdehnungscoefficient für 1° C.		c : d
	a in radialer Richtung	b in Längsrichtung		c in radialer Richtung	d in Längsrichtung	
Buchsbaum				0,0000614	0,00000257	25 : 1
Mahagoni	0,0453	0,00397	11 : 1	0,0000404	0,00000361	12 : 1
Ulme	0,0620	0,00292	20 : 1	0,0000443	0,00000565	11 : 1
Pappel	0,0459	0,00251	18 : 1	0,0000365	0,00000385	9 : 1
Ahorn	0,0831	0,00320	26 : 1	0,0000484	0,00000638	8 : 1
Tanne	0,0697	0,00386	18 : 1	0,0000584	0,00000371	16 : 1

Temperatur. Nach der Verlängerung oder Verkürzung der isolirten Gewebe abgeschätzt, verändert sich nach G. Kraus[4]) die Gewebespannung in Internodien nur wenig zwischen 14—38° C., während bei Erniedrigung der Temperatur unter 7—8° C. eine erhebliche Abnahme eintritt. Auch in den nicht wachsenden Bewegungsgelenken von Phaseolus u. a. variirt die Intensität der Spannung bei mittleren Temperaturgraden nur wenig, doch zeigen die Bewegungen der Blättchen von Oxalis acetosella an, dass in den antagonistischen Hälften der Gelenke sich mit der Temperatur ein anderes Verhältniss der Spannungsintensität herstellt (vgl. II, §59). Uebrigens wird das mit der Temperatur veränderliche Wachsthum die Spannung in etwas beeinflussen. Demgemäss kommt da, wo das Wachsthum durch den Act des Temperaturwechsels modificirt wird, auch dieser in Betracht (vgl. II, § 59).

Sinkt die Temperatur unter den Gefrierpunkt, so werden, wie durch Göppert[5]), Hofmeister[6]) und Moll[7]) bekannt ist, die Blätter vieler Pflanzen schlaff

1) Statik d. Gewächse 1748, p. 74.

2) De l'exploitation des bois 1764, Bd. I, p. 331.

3) Annal. d. Physik u. Chem. 1868, Bd. 133, p. 412 u. 417. Weitere Literatur bei Nördlinger, l. c. Neuere Versuche von A. Frey, Experiment. Gewichts- und Volumänderungen am Holze jurassischer Waldbäume 1877.

4) Bot. Ztg. 1867, p. 124. 5) Wärmeentwicklung 1830, p. 12. 6) Zelle 1867, p. 279.

7) Influence d. l. gelée s. l. plantes toujours vertes 1880, p. 9. Separatabz. aus Archiv. Néerlandaises, Bd. 9.

und nehmen Aussehen und Stellung etwas gewelkter Blätter an. Fehlte an lederartigen Blättern von Ilex u. a. äusserlich ein Symptom des Welkens, so konnte Moll doch constatiren, dass auch diese beim Gefrieren sich etwas senken und beim Aufthauen sich wieder erheben. Gleicherweise erfahren auch die Aeste der verschiedensten Bäume eine Senkung, die bei starkem Frostwetter Geleznow[1]) so weit gehend fand, dass Astspitzen den Boden berührten, welche von diesem zuvor um Manneshöhe abstanden.

Die Ursache der Senkung bei Kälte liegt offenbar in einer Erschlaffung, da nach den Beobachtungen Moll's immer eine Hebung der Blätter beim Aufthauen eintrat, auch wenn diese in umgekehrter Stellung dem Frost ausgesetzt worden waren. Thatsächlich wird mit Eisbildung in der Pflanze den Zellen Wasser entzogen (II, Kap. X), doch kann hierin nicht die einzige Ursache liegen, da schon bei dem Nullpunkt genäherten Temperaturen die Gewebespannung erheblich sinkt.

Die durch Frost erzeugten Spannungen in Baumstämmen, welche bekanntlich bis zum Zerreissen gehen können, werden theilweise durch die von der Temperatur abhängige Zusammenziehung und vielleicht wesentlich mit durch Austrocknen erzielt, welches zu Stande kommt, indem die Bildung von Eis ausserhalb der Wandungen auf diese wasserentziehend wirkt (II, Kap. X). Von der Combination dieser Wirkungen dürfte demgemäss auch die geringe Abnahme des Umfanges abhängen, welche Duhamel[2]) an Bäumen mit der Frostwirkung eintreten sah.

Licht. Allgemein scheint Entziehung des Lichtes eine gewisse Steigerung, und umgekehrt Beleuchtung zuvor dunkel gehaltener Pflanzen eine Senkung der Gewebespannung hervorzurufen. Nach den Dimensionsänderungen beurtheilt, fand G. Kraus[3]) 1 bis 2 Stunden nach einer Tags vorgenommenen Verdunklung Längs- und Querspannung auf der Höhe angelangt, welche in denselben Pflanzen während der Nacht ausgebildet wird. Gleiches wurde von mir für die nicht wachsenden Gelenke von Phaseolus u. a. constatirt, in welchen dann im Dunklen ebenfalls die Spannungsintensität auf wesentlich gleicher Höhe verharrt, obgleich die Relation in den antagonistischen Gelenkhälften aus inneren Ursachen bis zu einem gewissen Grade variirt, wie aus den im Dunklen fortgesetzten autonomen und Nachwirkungsbewegungen hervorgeht (vgl. II, § 57). Die Beobachtungen von Kraus gelten natürlich nur für wachsende Pflanzen, die nach zuvoriger Beleuchtung ins Dunkle kommen, denn bei Lichtentziehung cultivirt fällt, wie früher erwähnt, in den etiolirten Pflanzen die Gewebespannung geringer aus.

Periodicität der Gewebespannung.

§ 11. Der thatsächliche Verlauf der Spannungsverhältnisse ist, wie der Verlauf des Wachsens und anderer Vorgänge, abhängig von dem in der Pflanze

---

1) Rech. s. l. quant. et l. répartit. d. l'eau d. l. tige d. plant. ligneuses. Mélang. biolog. t. d. Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1872, Bd. 9, p. 667. Aeltere Literatur ist hier citirt. Vgl. auch Bot. Ztg. 1867, p. 383.

2) De l'exploitation d. bois 1764, Bd. I, p. 324, 333.

3) L. c., p. 125.

angestrebten Entwicklungsgang und den durch äussere Factoren erzielten Effekten, von denen namentlich auch die im vorigen Paragraphen behandelten unter normalen Vegetationsbedingungen mehr oder weniger ins Gewicht fallen. Deshalb kann in der Natur die den Spannungsgang darstellende Curve nicht gleichmässig steigen und fallen, muss vielmehr mannigfache Maxima und Minima zeigen, unter denen indess eine tägliche Periode und bei ausdauernden Gewächsen eine jährliche Periode sich hervorhebt.

Die tägliche Periode der Gewebespannung in wachsenden Internodien stimmt nach den Untersuchungen von G. Kraus[1]) im Wesentlichen überein mit dem täglichen Spannungsgang in nicht wachsenden Gelenken von Mimosa, Phaseolus u. a., welcher später (§ 57) näher besprochen wird. Der Regel nach erreichen Längs- und Querspannung gegen Sonnenaufgang ein Maximum, nehmen dann ab, um von dem in die Mittags- oder Nachmittagsstunden fallenden Minimum wieder bis gegen den nächsten Morgen zu steigen. Beziehen sich diese Schlussfolgerungen auch auf die gemessenen Dimensionsänderungen, so dürfte doch damit auch der Verlauf der Spannungsintensität angezeigt sein, da diese nachweislich einen correspondirenden Gang in den nicht wachsenden Bewegungsgelenken einhält.

Da schon der Beleuchtungswechsel die fragliche Tagesperiode erzielen kann, so tritt diese am regelmässigsten hervor, wenn alle übrigen Factoren constant gehalten werden. Andernfalls, und so immer in der Natur, erzeugen Temperaturwechsel und Variationen des Wassergehaltes in der Pflanze gewisse Schwankungen, welche, wenn sie ausgiebig genug sind, die vom Beleuchtungswechsel abhängige Tagesperiode unregelmässig machen oder gar umkehren müssen.

Eine Lichtentziehung führt zwar jederzeit, wie im vorigen Paragraphen mitgetheilt wurde, eine Steigerung der Spannung in Internodien und in Bewegungsgelenken herbei, doch ist der Spannungsgang in diesen nicht die Folge einer einmaligen Verdunklung. Nach meinen Untersuchungen (Näheres II, § 58) entsteht vielmehr die Tagesperiode in den Gelenken durch Accumulation, indem die sich täglich wiederholenden Wirkungen die volle Amplitude der Bewegungen in ähnlicher Weise erzielen, wie gleichsinnig gerichtete Stösse durch Wiederholung den Ausschlag eines Pendels mehr und mehr steigern. Wie dann bei diesem nach Aufhören der wirkenden Ursache die Schwingungen noch einige Zeit fortdauern, setzen sich dieselben auch im Dunklen oder in constanter Beleuchtung in den Blättern fort. Freilich schwankt bei solcher Fortdauer im Dunklen, wie die Constanz der Biegungsfestigkeit in den Gelenken lehrt, die Gesammtspannung nicht, sondern nur die Relation in den antagonistischen Gewebecomplexen ändert sich, indem die eine Gelenkhälfte an Expansionskraft verliert, wenn diese in der anderen steigt, und umgekehrt.

Analoge Nachwirkungen der Tagesperiode zeigt übrigens gleichfalls das Wachsthum von Internodien, Blattstielen u. s. w., und so dürften auch entsprechende Spannungsschwankungen in den Internodien der im Dunklen gehaltenen Pflanzen sich fortsetzen. Der Nachweis solcher Nachwirkungen ist freilich noch nicht geführt. Die kleineren Oscillationen, welche Kraus während der Nacht

---

1) Bot. Ztg. 1867, p. 122 für Längsspannung u. ebenda 1871, p. 371 für Querspannung.

beobachtete, sind Amplituden von nur kurzer Zeitdauer, und dieserhalb schon keine Nachwirkungen der Tagesperiode. Vielleicht entsprechen diese kleineren Oscillationen den autonomen Bewegungen und Spannungsschwankungen in den Gelenken (II, § 43). Diese dauern freilich am Tageslicht fort, während G. Kraus die fraglichen Schwankungen in den beleuchteten Internodien vermisste, doch kann Gewicht auf dieses negative Resultat nicht gelegt werden, welches sehr wohl durch verschiedene, hier nicht näher zu beleuchtende Umstände herbeigeführt werden mag.

Sind hinsichtlich des Zustandekommens der täglichen Periode des Spannungsganges in wachsenden Internodien nicht alle Fragen erledigt, so existirt doch eine erbliche, vom Wechsel äusserer Verhältnisse unabhängige Tagesperiode offenbar nicht. Die Experimente von G. Kraus haben übrigens zumeist nicht entschieden, welchen Antheil Licht oder andere Factoren am Gange der Spannung haben, doch wurde festgestellt, dass nach Entfernung der Blätter, also nach jedenfalls erheblich verminderter Transpiration, die Tagesperiode in üblicher Weise sich in Internodien abspielte.

Täglich ändert sich auch der Durchmesser der Baumstämme, und zwar fallen Maximum und Minimum mit den bezüglichen Schwankungen der Spannungen zeitlich zusammen. Im Näheren wurde diese tägliche Periodicität des Stammdurchmessers von P. Kaiser[1]) untersucht, der namentlich mit dicotylen Bäumen, aber auch mit Dracaena draco, Pinus strobus operirte. Die Variationen des Durchmessers sind übrigens gering und blieben bei einem Stammdurchmesser von 40—50 mm meist hinter $1/2$ mm zurück. Nach G. Kraus[2]) rührt diese Dickenzunahme nur von radialer Schwellung der Rinde her, die dabei während der Nacht wasserreicher wird, während der Holzkörper gleichen Durchmesser bewahrt. Diese täglichen Schwankungen in der Rinde sind also die Ursache für den täglichen Wechsel der Querspannung in den Bäumen. Die Rinde wird das nöthige Wasser aus dem Holzkörper beziehen, doch scheint von Kraus nicht entschieden zu sein, ob die vermehrte Wasseraufnahme eine Folge verminderter Transpiration ist, oder ob im Dunklen die Wasser anziehende Kraft in der Pflanze gesteigert wird.

In methodischer Hinsicht sei hier noch mitgetheilt, dass Millardet[3]) auf Schwankungen der Gewebespannung in wachsenden Internodien von Mimosa pudica schloss, indem er den Stamm horizontal stellte und den Gang der geotropischen Erhebung verfolgte, deren Verlangsamung eine Senkung der Gewebespannung anzeigen sollte. Die so erhaltenen Resultate stimmen freilich mit anderweitigen Erfahrungen über den täglichen Verlauf der Gewebespannung, doch lassen sich gegen die von Millardet angewandte Methode so viele Bedenken geltend machen, dass dieselbe jedenfalls nicht ohne Weiteres zum Nachweis des Spannungsganges verwandt werden kann. Auch für die Bewegungsgelenke der Blattstiele von Mimosa pudica schloss Millardet irrigerweise auf den Verlauf der Spannung aus der Stellung der Blattstiele, obgleich nachweislich auch ohne Aenderung der Gesammtspannung im Dunklen die tägliche Periode zunächst fortgeführt wird[4]).

Von einer jährlichen Periodicität der Querspannung, durch welche die Jahresringbildung bewirkt wird, war bereits p. 36 die Rede. Das Herabgehen der Spannungsintensität im Winter erklärt sich aus den während dieser Ruhezeit erzielten Spannungsausgleichungen. Diese werden namentlich bewirkt durch Risse in der Rinde, welche natürlich die Spannung herabdrücken, indem sie die Continuität des Rindencylinders unterbrechen. Das Auftreten und die Erweiterung von Rissen ist namentlich an kalten Wintertagen zu verfolgen, und in § 10 (Bd. II) wurden auch die allgemeinen Gründe besprochen, welche bei Erniedrigung der Temperatur Spannungen herbeiführen. Ausserdem mag wohl

---

1) Bot. Ztg. 1880, p. 343. 2) Ebenda 1877, p. 596.

3) Nouvell. recherch. d. l. périodicité d. l. tension 1869, p. 21 u. 26.

4) Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 169.

noch der im Winter gesteigerte Wassergehalt der Bäume (I, p. 136) mitwirken. Führt dieser, was wahrscheinlich, zur Steigerung der Querspannung und weiterhin zu gewisser Ausgleichung dieser, so wird natürlich umgekehrt im Frühjahr die Spannung vermindert, wenn mit beginnender Transpiration Holz und Rinde wieder wasserärmer werden.

Kapitel IV.

Wachsthumsmechanik im Allgemeinen.

§ 12. Ihre Gestaltung und Ausbildung erreichen die Pflanzen, sowie die constituirenden Elementarorgane vermöge des Wachsens, welches demgemäss eine allgemeine Eigenschaft lebendiger Organismen ist. Wie das Leben, hat natürlich auch das Wachsen eine zeitlich begrenzte Dauer, doch folgt der Einstellung des Wachsens der Tod nicht auf dem Fusse, da ihre Form nicht mehr ändernde Glieder häufig noch längere oder kürzere Zeit lebendig und lebensthätig bleiben, und somit sehr gewöhnlich wachsende und nicht wachsende Theile an einer Pflanze vereint sind.

Mit dem Ganzen wachsen natürlich auch die aufbauenden Elementarorgane, in welchen aber das Wachsthum noch nicht stille stehen muss, wenn die äussere Form des Pflanzentheils sich nicht mehr ändert. Denn Verdickung der Zellwandungen ist ja Wachsthum der constituirenden Theile der Elementarorgane, und innerhalb dieser werden u. a. Stärkekörner oder Krystalloide neugebildet und durch Wachsthum fortgebildet. Fassen wir, wie nothwendig, auch das innerhalb der Elementarorgane ohne Aenderung der äusseren Umrisse sich abspielende Wachsthum ins Auge, so gibt es wohl keinen lebensthätigen Pflanzentheil, in dem alles Wachsen erlosch, wenn wir hierunter alle nicht rückgängig zu machenden Aenderungen der Form des Ganzen oder einzelner Theile verstehen.

Nicht selten ist es übrigens fraglich und von der Interpretation obiger Definition abhängig, ob ein Vorgang als Wachsthum aufgefasst werden soll. Zwar fallen vorübergehende elastische Dehnungen der Wandungen, welche in den Reizbewegungen der Staubfäden der Cynareen, der Gelenke von Mimosa Formänderungen erzielen, nicht unter den Begriff »Wachsthum«, doch können anhaltende Dehnungen Wachsthum im Gefolge haben, und wenn der Turgor sich dauernd erhebt, wird die durch elastische Dehnung erzielte Vergrösserung bleibend, ohne dass ein wirkliches Wachsen der Wandung stattfand. Will man aber nicht allein die Vorgänge in relativ resistenten Körpern Wachsen nennen, was übrigens wieder Schwierigkeiten hinsichtlich der Begrenzung macht, so kann man auch als Wachsthum die gestaltlichen Aenderungen im Protoplasmakörper ansehen.

Volumen- und Massenzunahme lassen sich nicht als Kriterium des Wachsens in Anspruch nehmen. Denn z. B. durch Dehnung über die Elastizitätsgrenze kann ein Pflanzenstengel oder eine Zellhaut dauernd verlängert werden, ohne dass das Volumen nothwendig zunimmt, und unter Umständen kann sogar eine Volumenabnahme eines Pflanzengliedes durch Wachsthum erreicht werden, wenn durch dieses z. B. die Elastizität der Wandungen gesteigert und hierdurch bis zur Erreichung des Gleichgewichtszustandes Wasser aus den turgescenten Zellen gepresst wird. Dass wenigstens nach einer Achsenrichtung Wachsthum eine Verkürzung herbeiführen kann, wurde schon (II, § 7) für die Wurzeln mitgetheilt, deren Länge mit dem Dickenwachsthum etwas abnimmt. Eine Zunahme der Trockensubstanz ist kein nothwendiges Erforderniss zum Wachsen, das z. B. in Keimpflanzen ausgedehnt von statten geht, während das Trockengewicht durch Athmung erheblich vermindert wird. Stehen auch Stoffmetamorphosen und Wachsthum in wechselseitigen Beziehungen, indem dieses auf die Dauer nicht ohne geeignete Nahrung möglich ist, während die Stoffmetamorphosen wieder vom Wachsen abhängig sein können, so muss doch Ernährung, d. h. die Aufnahme und Verarbeitung der Nährstoffe, wohl getrennt von dem Wachsthumsvorgang gehalten werden. Denn nicht gerade jeder einzelne Wachsthumsvorgang fordert Zufuhr von Nahrung, und in nicht wachsenden lebensthätigen Zellen spielen sich Stoffmetamorphosen dauernd ab. Auch die chemische Qualität einer Zellwandung kann sich ändern, ohne dass Wachsthum mitthätig ist.

Ausser durch Formänderung und Vermehrung der Theile kann Wachsen durch Vereinigung getrennter Theile vermittelt werden. Es sei hier nur erinnert an die mannigfachen Verschmelzungen von Zellen und an das Fortwachsen von Gefässen, indem an diese, mit Resorption der trennenden Wandfläche, eine Zelle als neuer Baustein angesetzt wird. Es genüge hier, nur auf die mannigfachen Modalitäten des Wachsens und damit darauf hingewiesen zu haben, dass in jedem concreten Falle näher anzugeben ist, in welchem Sinne das Wachsthum zu nehmen ist, und welche Theile des Pflanzenkörpers ins Auge gefasst sind[1]. Es gilt dieses natürlich auch für den Fall, dass Neubildungen als Erfolge des Wachsens ins Leben treten. Im Nähern bedarf es dann noch der Aufhellung, ob ein Wachsthumsvorgang durch Intussusception oder Apposition zu Stande kommt, die beide das Wachsthum organisirter Körper vermitteln können, während unorganisirte Körper im Allgemeinen nur durch Apposition wachsen.

Naturgemäss berücksichtigen wir nur die im lebendigen Organismus sich vollziehenden Wachsthumsvorgänge, die aber zum Theil in an sich nicht lebendigen Theilen, in Abhängigkeit von lebensthätigen Organen verlaufen. So entstehen und wachsen vermittelst Stoffwechselproducten innerhalb der Zellen Krystalle aus Calciumoxalat, ferner Stärkekörner, und selbst die Zellhaut ist ja ein für sich nicht lebendiger Theil des Organismus, dessen Entstehung und Fortbildung von dem lebendigen Protoplasmakörper abhängt. Mit dem Tode dieses ist aber doch nicht unbedingt alles Wachsen in einem Zellhautgehäuse erloschen, welches mit andern lebendigen Zellen im Gewebeverband vereint ist und

---

1) Auf die Verschiedenartigkeit des Wachsens wurde von Meyen (Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 336) hingewiesen.

Wechselbeziehungen mit diesen unterhält. In der That erfahren während der Streckung der Internodien längst luftführende Gefässe eine oft erhebliche Verlängerung, und nach vollendetem Längenwachsthum der Stengeltheile konnte Harting[1]) in manchen Pflanzen, so in Aristolochia Sipho, eine ansehnliche Erweiterung des Durchmessers der luftführenden Gefässe constatiren. Uebrigens fehlt eine kritische Durcharbeitung, in wie weit durch Vermittlung benachbarter Zellen ein Wachsthum in abgestorbenen Elementarorganen möglich ist. Allbekannt ist übrigens, dass in den ausgebildeten Gewebecomplexen höherer Pflanzen sehr gewöhnlich lebende und todte Elementarorgane vereinigt sind.

Was in der Einleitung (I, p. 2 ff.) hinsichtlich der Abhängigkeit des Entwicklungsganges von inneren oder äusseren Verhältnissen gesagt wurde, das gilt insbesondere auch für das Wachsthum der ganzen Pflanze und jedes einzelnen Theiles dieser. Es braucht deshalb hier nicht mehr besonders ausgemalt zu werden, dass in erster Linie innere Eigenschaften über Wachsen und die Qualität des Wachsens entscheiden, äussere Verhältnisse aber nach Zeit und Maass regelnd eingreifen. Für die einzelne Zelle aber sind die von dem umgebenden Gewebe ausgehenden Einwirkungen äussere Einflüsse, welche in mannigfachster Weise auf das Wachsthum influiren, wie insbesondere bezüglich der durch Gewebespannung entstehenden Zug- und Druckverhältnisse schon erwähnt ist und auch noch zu besprechen sein wird. Die äusseren Umstände sind entweder nur formale Bedingungen, die, wie z. B. das Ausmaass der Wärme, darüber entscheiden, ob Wachsthum stattfindet, oder greifen auch durch auslösende oder übertragende Wirkungen gestaltend ein. Die formellen Abweichungen, welche so als Resultante aus den vermöge innerer Anlagen gegebenen Bestrebungen und äusseren Beeinflussungen erzielt werden, können wohl einem Gliede des Pflanzenkörpers oder dem ganzen Individuum eine von der normalen (d. h. von der unter normalen Bedingungen erreichten) abweichende Gestaltung aufdrängen, ohne indess, wie gleichfalls in der Einleitung hervorgehoben ist, den Kern der erblichen Merkmale dauernd zu modificiren.

Ein für die Qualität des fernern Wachsthums maassgebender Complex von Eigenschaften ist nicht allein in der ganzen Pflanze, sondern auch im einzelnen Stärkekorn, ebenso in jedem Krystall gegeben. Während aber in diesem der Kern innerer Eigenschaften unverändert bleibt, werden im Entwicklungsgang der Pflanze in stetiger Folge neue innere Dispositionen und damit neue Bedingungen für das zunächst folgende Wachsthum geschaffen. Fehlt uns ein Einblick in die Gesammtheit der constanten und variablen inneren Dispositionen, so vermögen wir doch die Veränderlichkeit einzelner für das Wachsthum bedeutungsvoller Factoren mehr oder weniger zu verfolgen. Denn zu diesen Factoren gehören u. a. auch die Spannungsverhältnisse und die von diesen abhängigen Dehnungen, deren Ausmaass von der Expansionskraft, aber auch von der Qualität und Mächtigkeit der Gewebe und Wandungen und noch anderen veränderlichen Umständen abhängt. Mit diesen mechanischen Zug- und Druckwirkungen wird nicht nur das Wachsthum beschleunigt oder

---

1) Linnaea 1847, Bd. 19, p. 511, 519. Nach G. Haberlandt tritt in Juncus glaucus erst nach vollkommener Ausbildung Luft in den Sclerenchymfasern auf.

gehemmt, sondern vielfach werden auch bestimmte Gestaltungen den beeinflussten Organen und Elementarorganen aufgedrängt.

Doch entspringen aus der Wechselwirkung von Gewebecomplexen, überhaupt der Theile des Ganzen, nur einzelne das Wachsthum beeinflussende Factoren, und mit noch so eindringender Erkenntniss dieser bleibt der Complex innerer Eigenschaften unbekannt, vermöge welcher die Pflanze und ihre Theile einer spezifischen Gestaltung zustreben. So ist auch aus dem molecularen Aufbau nicht zu erklären, warum das jugendliche Stärkekorn fernerhin diese oder jene Gestaltung annimmt. An diese gegebenen Dispositionen anschliessend, wurde übrigens in keinem andern Falle versucht, die für das Wachsthum maassgebenden Factoren (auch die Molecularprozesse) so weitgehend zu zergliedern, wie es durch Nägeli für die Stärkekörner geschah. Dieses gilt auch für die Zellhaut, hinsichtlich der die Abhängigkeit des Wachsens von einem einzelnen Factor, nämlich der mechanischen Dehnung, klarer hervortritt und sicherer gestellt ist als beim Stärkekorn.

Jedenfalls erfordert aber alles Wachsen mechanische Arbeit, und indem wir den Ursprung und die Angriffspuncte der wirksamen Kräfte ins Auge fassen, können wir von einer allgemeinen Mechanik des Wachsens sprechen. In solchem allgemeinen Sinn ist die Wachsthumsmechanik in diesem Kapitel aufgefasst, welches demgemäss nicht die in concreten Fällen erreichten besonderen Gestaltungen zu berücksichtigen hat. Der Verlauf des Wachsens unter constanten und variablen Bedingungen wird in den folgenden Kapiteln behandelt, und in diesen finden auch erst die äusseren Einwirkungen und ihre Erfolge weitere Berücksichtigung. Namentlich halten wir uns in diesem Kapitel nur an die unmittelbar wirksamen Kräfte, ohne den Ursachen nachzuspüren, durch welche dieselben, sei es vermöge Auslösung oder Uebertragung, in Action gesetzt werden.

Bei unsern derzeitigen Erfahrungen kann jede Darstellung der Mechanik des Wachsens nur Stückwerk bleiben, und muss sich wesentlich auf die Vorgänge in Stärkekörnern und Zellhäuten beschränken. Von dem Wachsthum letzterer hängt freilich das Wachsthum der Zellen, von dem Wachsthum dieser im Allgemeinen das Wachsthum der Pflanze und ihrer Glieder ab. Die Fundamente für eine Wachsthumsmechanik dieser werden also mit der Wachsthumsmechanik der Zellen gewonnen.

Die Basis für eine Wachsthumsmechanik der Pflanze bildet somit die Wachsthumsmechanik organisirter Körper. Die Grundlage für Wachsthum und Wachsthumsmechanik dieser wurde durch Nägeli's [1]) überaus scharfsinnige Untersuchungen geschaffen, welche zugleich das Wachsthum durch Intussusception und die Molecularstructur der organisirten Körper klar legten. Als für den Verlauf des Wachsthums und die Gestaltung der Stärkekörner wesentlich maassgebende Factoren wurden von Nägeli angesprochen die aus der Schichtenspannung entspringenden mechanischen Dehnungen, resp. Compressionen, die Qualität und Zufuhr der Nährflüssigkeit und die Gesammtheit der von der Molecularstructur abhängigen, die Cohäsion, die Einlagerung von Substanz u. s. w. beeinflussenden Wirkungen. Ferner hob auch Nägeli hervor, dass in der Structur des jugendlichen Stärkekorns die für dessen fernere Gestaltung wesentlich maassgebenden und mit der Entwicklung veränderlichen inneren Dispositionen gegeben sind. Als bedeutungsvoll für das Wachsthum der Zellhaut konnte wohl Nägeli [2]) die gleichen Factoren ansprechen, die er indess hinsichtlich der Zellhaut nicht im Näheren verfolgte. So hat auch Nägeli die mechanische

1) Die Stärkekörner 1858, p. 289 ff. u. s. w. 2) L. c., p. 328.

Dehnung als eine mitwirkende Ursache angesehen, doch hat die hervorragende Bedeutung der durch Turgor oder Gewebespannung vermittelten Dehnungen, speziell für das Flächenwachsthum der Zellhaut, erst Sachs[1]) hervorgehoben.

Wachsthum durch Intussusception und Apposition.

§ 13. Die unorganisirten Körper können nur durch Apposition, die organisirten ausserdem noch durch Intussusception wachsen, indem Wasser und gelöste Stoffe zwischen die Micellen dringen, die weiter auseinandergetrieben werden, indem neue Micellen sich eindrängen oder die vorhandenen sich durch Auflagerung von Substanz vergrössern. Thatsächlich wird das Wachsthum der organisirten Substanz in der Pflanze sowohl durch Intussusception als durch Apposition vermittelt, und es muss in jedem concreten Falle ermittelt werden, ob dieser oder jener Modus oder ob beide vereint thätig sind.

Unsere Kenntnisse über das Wachsthum durch Intussusception verdanken wir Nägeli, welcher zunächst nachwies, dass auf diese Weise die Stärkekörner wachsen. Der Intussusception bedarf es augenscheinlich auch, um das Flächenwachsthum der Zellhaut zu vermitteln, und Traube's Niederschlagsmembranen (vgl. I, § 7) können sehr schön demonstriren, wie mit Vergrösserung der Oberfläche fortwährend neue Micellen zwischen die bestehenden eingeschoben werden. Wohl wächst, so gut wie die Stärke, auch die Zellhaut in gegebenen Fällen durch Intussusception in die Dicke, doch kommt auch Apposition durch Anlagerung von Zellhautlamellen vor, und nach eigenen Erfahrungen möchte ich glauben, dass dieses häufiger zutrifft, als die derzeit herrschende Ansicht annimmt, nach der das Dickenwachsthum der Zellwände der Regel nach immer durch Intussusception vermittelt wird. Durch Apposition dürften wohl auch die aus organisirter Substanz gebildeten Proteinkrystalloide wachsen, die sich ebenso wie Krystalle während ihrer Bildung im Organismus allmählich vergrössern[2]), übrigens auch von Schmiedeberg[3]) umkrystallisirt werden konnten.

Die unerlässliche Bedingung für Intussusception, die Fähigkeit der organisirten Körper, Wasser und gelöste Stoffe in das Innere aufzunehmen, ist zugleich unerlässliche Bedingung für den Stoffaustausch, und damit für die Existenzfähigkeit des Organismus. In diesem ist aber Wachsthum durch Intussusception nicht auf einzelne Zellhäute beschränkt, sondern spielt sich auch ab, indem durch Wachsthum und Theilung neugebildete Zellen zwischen die bestehenden sich einschieben und diese auseinanderdrängen. Von solchen und andern Er-

---

1) Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 699. — Traube's Niederschlagsmembranen sind wohl geeignet, zu demonstriren, wie Flächenwachsthum in Folge von Dehnung zu Stande kommt, lehren aber nicht ohne weiteres, welche Bedeutung Dehnung für Wachsthum der Zellhaut hat. Die bezüglichen gegen Sachs gerichteten Prioritätsreclamationen Traube's sind deshalb ungerechtfertigt; ebenso ist das Wachsthum durch Intussusception nicht durch Traube, sondern durch Nägeli erkannt. (Vgl. Bot. Ztg. 1878, p. 241, 308, 657.) — Von nur historischem Interesse ist Mariotte's Annahme, der Saftdruck trage, indem er die Zweige, Blätter u. s. w. ausdehne, zum Wachsthum der Pflanze bei (Oeuvres de Mariotte 1717, p. 132).

2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 516. — Nägeli's Vermuthung (Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1862, II, p. 319), die Krystalloide möchten als kugelige Körper auftreten und mit dem Wachsthum erst krystallinische Form annehmen, ist nicht zutreffend.

3) Zeitschrift f. physiol. Chem. 1877, Bd. I, p. 205.

wägungen ausgehend, sprach schon Lamarck[1]) das Wachsthum durch Intussusception als zum Wesen des lebendigen Organismus gehörig an. Uebrigens lehren auch Vereinigungen getrennter Zellen und manche andere Vorgänge, dass eine Apposition von Bausteinen und Gliedern Wachsthum vermitteln kann.

Durch welche Vorgänge innerhalb der organisirten Körper dauernde Veränderungen, also auch Wachsthum erzielt werden, geht aus dem über Molecularstructur Gesagten (I, Kap. I) hervor. Insbesondere werden Vergrösserung, aber auch Zertrümmerung der aufbauenden Micellen und Einschiebung neuer Micellen in Betracht kommen, ferner auch Verkettung getrennter Micellen zu Micellverbänden. Ohne dass nothwendig Nährmaterial zugeführt werden muss, kann eine Zertrümmerung der Micellen eine vermehrte Wassereinlagerung und damit Volumzunahme eines organisirten Körpers herbeiführen, wofür die zunächst festen, späterhin gallertig werdenden Zellhäute Beispiele liefern. Ausserdem müssen gelöste Stoffe als Nährmaterial eindringen, und sich unlöslich in Zellhäuten, Stärkekörnern u. s. w. ausscheiden, sei es nun, dass so vorhandene Micellen durch Apposition vergrössert oder getrennte Micellen verkittet oder neue Micellen formirt werden.

Was in einem gegebenen Falle geschieht, ist schwierig oder gar nicht, und immer nur auf Grund theoretischer Speculationen zu sagen. Der Ort der Ausscheidung und damit die Art und Weise des Wachsthums hängt von mannigfachen Factoren und oft wohl von verwickelten Combinationen ab. Bedeutungsvoll werden jedenfalls sein alle die Ursachen, welche das gelöste Nährmaterial in unlösliche Stoffe überführen, die Anziehungskräfte zwischen Substanz der Micellen und dem Wachsthumsmateriale, sowie die Gesammtheit der von den Cohäsionsverhältnissen in der organisirten Substanz bedingten Widerstände, die auch von äusseren Dehnkräften abhängig sind. Ohne weitere Ausmalung der verschiedenen Factoren und ihrer Combinationen ist doch einleuchtend, dass für den Ort der Ausscheidung von Wachsthumsmaterial nie ein einzelner Factor allein bestimmend ist, jedoch einem einzelnen Umstand eine für den Erfolg entscheidende Wirkung zukommen kann. Hervorgehoben mag noch sein, dass die Micellen nicht allein nach Maassgabe der von ihnen ausgehenden Attractionskräfte, wie ein Krystall in einer Lösung wachsen. Denn solcher ungehinderten Ausbildung der Micellen treten die Cohäsionskräfte innerhalb der organisirten Substanz hemmend entgegen, und ausserdem ist wesentlich entscheidend für den Ort der Ablagerung des Wachsthumsmateriales die Ueberführung dieses in unlösliche Verbindung[2]).

Die gleichen Gesichtspunkte gelten im Allgemeinen für diejenigen organisirten Körper, deren Micellen wie im Protoplasma sich leicht verschieben (I, § 7). Diese gegenseitigen Verrückungen führen natürlich gleichfalls neue Constellationen herbei, und gestatten ferner die Einschiebung fester Partikel, welche in Zellhäuten u. s. w. im Allgemeinen nur da auftreten, wo sie aus der zugeführten Nährlösung ausgeschieden werden. Derartiges Eindrängen von Micellen zwischen andere geht in jedem sich bewegenden Protoplasma vor sich, und führt auch zur Durchdringung zweier sich vereinigender Protoplasma-

1) Philosophie zoologique. Nouv. édit. 1830, Bd. 1, p. 382.
2) Vgl. Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 124.

körper. Letzteres kommt ja öfters vor, u. a. bei den durch Copulation von Schwärmern oder durch Eindringen von Spermatozoiden vermittelten Befruchtungsvorgängen.

Aus obigen allgemein gehaltenen Erörterungen geht hervor, warum gegebenen Falles durch mechanische Dehnung in Richtung dieser das Wachsthum begünstigt oder eventuell erst eingeleitet wird. Denn der Einschiebung neuer Substanz stehen geringere Widerstände entgegen, wenn ein Theil der zwischen zwei Micellen wirksamen Cohäsionskraft überwunden ist. Die künstlichen Niederschlagsmembranen (I, § 7) lehren, wie ohne Dehnung das Flächenwachsthum überhaupt stille steht, während neue Micellen in Richtung der Fläche eingelagert werden, wenn in den durch mechanische Dehnung erweiterten intermicellaren Räumen neue Micellen aus den eindringenden Membranogenen entstehen. Aber auch ohne eine vorausgehende mechanische Dehnung wird Wachsthum, gleichviel ob durch Wachsthum bestehender oder Einschiebung neuer Micellen, stattfinden, wenn die Ausscheidung fester Substanz zwischen die Micellen mit einer die Cohäsion dieser überwältigenden Kraft angestrebt wird, und so gut wie das bei der Quellung sich eindrängende Wasser (I, § 4), wird auch ein sich wie ein Keil eindrängender fester Körper die Micellen auseinandertreiben können.

Die Kraft aber, vermöge welcher eine Ausscheidung krystallisirender oder durch chemische Wechselwirkung unlöslich werdender Körper angestrebt wird, erreicht unter Umständen so ungeheure Werthe, dass die Ueberwindung der Cohäsion der Micellen mit solchen Mitteln nicht überraschen kann. Um an einen bekannten Fall anzuknüpfen, erinnere ich daran, dass das in Spalten gefrierende Wasser Felsen zu zersprengen vermag, und um Eis von 18—20° C. wieder flüssig zu machen, also um die Krystallisation des Wassers zu verhindern, bedurfte es nach Mousson eines Druckes von etwa 13 000 Atmosphären[1]. In der That werden die folgenden Paragraphen lehren, dass auch ohne Dehnung, ja sogar in unter Druck stehenden Schichten, Wachsthum durch Einlagerung von Substanz stattfinden kann; Flächenwachsthum von Zellhäuten aber jedenfalls öfters ohne mechanische Dehnung nicht oder kaum vor sich geht.

Ein für den Verlauf des Wachsens mitwirkender Umstand muss auch aus der nach den Achsen ungleichen Cohäsion in organisirten Körpern entspringen. Ueber diese Cohäsionsverhältnisse, sowie über die daraus entspringende, nach den räumlichen Dimensionen ungleiche Quellung ist früher (I, § 4 u. 5) gesprochen worden. Die dort entwickelten Gesichtspunkte enthalten auch die Normen, nach welchen die Bedeutung dieser Cohäsionsdifferenzen für die Einlagerung fester Substanz zu beurtheilen sein wird. Ferner muss auch das Maass der Quellung von Bedeutung sein, das einmal nach äusseren Verhältnissen und z. B. dann wechselt, wenn die Micellen sich vergrössern oder durch Zertrümmerung verkleinert werden.

Das Wachsthum eines einzelnen Micells ist natürlich auch von den von diesem ausgehenden, eventuell nach verschiedenen Richtungen ungleichen Anziehungskräften abhängig. Im Wesentlichen sind die so entspringenden Wirkungen vergleichbar den von einem Krystall ausgehenden Wirkungen, welche bestimmend für den Ansatz neuer Substanz werden, auch wenn diese einem isomorphen Körper zugehört, also der Qualität nach verschieden ist[2]. Warum diese Bestrebungen innerhalb der organisirten Substanz nicht ungetrübt zur Geltung kommen können, ist schon oben angedeutet, und dass die Verhältnisse für ein krystallinisches Micell nicht so einfach, wie für einen unorganisirten Krystall liegen, ergibt sich leicht aus dem über Wachsthum des einzelnen Micells Gesagten.

Die Qualität der in die Stärkekörner oder in die Zellhaut gelangenden Nährlösung ist, wie schon früher (I, § 57) hervorgehoben wurde, unbekannt. Ebenso sind die Ursachen nicht bestimmt, welche die Ausscheidung fester Partikel herbeiführen, und es muss deshalb dahin gestellt bleiben, ob und in wie weit die von den Micellen ausgehenden Molecularwirkungen an solcher Ausscheidung betheiligt sind. Bei derartiger Sachlage lassen sich die aus der vielleicht veränderlichen Qualität der Nahrung u. s. w. entspringenden Wachs-

---

1) Clausius, Die mechan. Wärmetheorie 1876, Bd. I, p. 174.

2) Vgl. Knop, System d. Anorganographie 1876, p. XI; Scharff, Neues Jahrb. f. Mineralogie 1876, p. 24; Lecoq de Boisbaudran, Compt. rend. 1879, Bd. 88, p. 360.

thumsfactoren nicht näher präcisiren. Uebrigens ist einleuchtend, dass auch die Quantität des disponiblen Wachsthumsmaterials, sowie die erleichterte oder erschwerte Zufuhr Bedeutung haben müssen. Die Qualität der Nährlösung ist natürlich von wesentlicher Wichtigkeit. Von dieser hängt es auch ab, ob die fraglichen Nährmaterialien auf ihrem Weg in intermicellare Räume gelangen, und wie sie sich im Bereiche der von den Micellen ausgehenden Molecularkräfte in den umhüllenden Wassersphären vertheilen. Auf diese und andere Punkte ist bei Behandlung der Diosmose (I, § 9) hingewiesen worden. Dass nicht dauernd nur Stoffe einer Qualität in die Zellhaut gelangen, geht schon aus der Einlagerung von Kalksalzen, Kieselsäure u. s. w. hervor. Solche Einlagerungen und Metamorphosen der Zellhautsubstanz bedingen auch theilweise die Veränderungen, welche Zellhäute häufig mit der Zeit erfahren (vgl. I, § 58).

Mit dem kurzen Hinweis auf eine Anzahl der im Wachsthum mitwirkenden Verhältnisse sollte insbesondere hervorgehoben werden, dass das factische Geschehen im Wachsen wohl immer die Resultante aus dem Zusammengreifen verschiedener und zudem mit Entwicklung und nach anderen Umständen variabler Factoren ist. Eine vollständige Aufhellung des Zusammenwirkens aller Factoren ist in keinem Falle gelungen. Wie sich Nägeli deren Zusammenwirken beim Wachsen der Stärke denkt, wird weiterhin in kurzen Zügen angedeutet werden (II, § 14). Hinsichtlich der Zellhaut ist im Wesentlichen nur mitzutheilen, welchen Erfolg Dehnkräfte auf das Wachsen haben. Welcher Zusammenhang zwischen Schichtung und Streifung und der ja auch durch Wachsthum ausgebildeten Molecularstructur besteht, ist früher erwähnt (I, Kap. I), viele thatsächliche Verhältnisse harren noch der causalen Erklärung [1]).

Wachsthum durch Intussusception. Die Argumentationen, die Nägeli [2]) benutzte, um darzuthun, dass die Stärkekörner durch Intussusception wachsen und nicht, wie früher angenommen, eine Schicht der anderen aufgelagert wird, können hier nicht näher angeführt werden. Wenn übrigens eine innere Schicht eines Stärkekornes mächtiger wird oder in dieser eine neue concentrische Schicht sich ausbildet, oder im Innern des Stärkekorns ein Theilkorn entsteht und wächst, so ist soviel klar, dass jedenfalls Nährlösung eindringen und innerhalb des Stärkekornes zur Bildung und zum Wachsthum der Micellen verwandt werden muss. Die Einlagerung von Kieselsäure und anderen Aschenbestandtheilen in die Zellhaut gibt gleichfalls ein anschauliches Beispiel für das Wachsthum durch Intussusception, ebenso das Flächenwachsthum der Zellhaut, vorausgesetzt, dass nicht einfache Dehnung über die Elastizitätsgrenze die Vergrösserung herbeiführt.

Nach den Erfahrungen an Stärkekörnern darf also die Schichtung durchaus nicht ohne weiteres als ein Argument für Appositionswachsthum benutzt werden, obgleich jene auch auf diese Weise entstehen kann. Nägeli [3]) hat selbst für Scytonemeen, Rivularieen u. a. Fälle kennen gelernt, in denen eine Verdickung der Zellhaut durch Apposition neugebildeter Zellhautschichten zu Stande kommt, hält aber dafür, dass der Regel nach die Zellwandungen durch Intussusception in die Dicke wachsen. Die von Nägeli angeführten Gründe zwingen nicht für alle Fälle zu diesem Schlusse, und nach Erfahrungen, auf die ich, sowie auf diese ganze neuer Untersuchungen bedürftige Frage hier nicht näher eingehen kann, möchte ich glauben, dass öfters Zellwandungen durch Appositionswachsthum verdickt werden. Solches ist nach Pfitzer [4]) auch der Fall in gewissen, Krystalle von Calciumoxalat führenden, Zellen von Citrus, und nach Sanio [5]) entstehen in den Holzzellen von Pinus sylvestris die secundären Verdickungsschichten durch Apposition [6]).

---

1) Dahin gehört u. a. auch, dass die längste Achse elliptischer Porenkanäle in Richtung der stärksten Streifungen zu fallen pflegt (Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1864, I, p. 305, u. II, p. 130, 146. Vgl. auch Troschel, Unters. über d. Mestom im Holze d. dikotyl. Laubbäume 1879, p. 9 u. 14.

2) Die Stärkekörner 1858, p. 213.

3) L. c., p. 285. 4) Flora 1872, p. 130.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. IX, p. 63.

6) Nachtrag. Mittlerweile hat Schmitz (Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde, 6. Dec. 1880) mitgetheilt, dass die Verdickung der Zellwandungen zumeist durch Apposition geschieht. Auch findet das Wachsthum der Stärkekörner nach Schimper (Bot. Ztg. 1881, p. 185) wesentlich durch Apposition statt.

Wachsthumsmechanik der Stärkekörner.

§ 14. In keinem anderen Fall ist versucht worden, die Wachsthumsmechanik eines organisirten Körpers so weit in die einzelnen zusammenwirkenden Factoren zu zergliedern, als es für die Stärkekörner durch Nägeli[1]) geschah. Um in die geistreichen Combinationen dieses Forschers einen richtigen Einblick zu gewinnen, bedarf es jedenfalls des Studiums der Originalarbeit, und ich beschränke mich deshalb im Folgenden darauf, nur die wesentlichsten Schlussfolgerungen mitzutheilen, die übrigens der Natur der Sache nach zum Theil auf hypothetischem Boden ruhen.

Bekanntlich sind die Stärkekörner concentrisch geschichtet[2]), indem wasserärmere und wasserreichere Zonen abwechseln, wobei übrigens zugleich der Wassergehalt gegen das Centrum des Kornes erheblich zunimmt, so dass jede innere dichte Schicht wasserreicher, als eine äussere dichte Schicht ist. In Kap. I (Bd. I) ist ferner mitgetheilt, dass der Wassergehalt wesentlich von der Grösse der Micellen abhängt, die somit im Allgemeinen am grössten in den wasserärmsten, am kleinsten in den wasserreichsten Partien sind.

Die Entwicklung der Stärkekörner zeigt nach Nägeli (l. c., p. 230) folgenden, der direkten Beobachtung zugänglichen Verlauf. Zunächst entstehen kleine kugelige, aus mässig dichter Substanz gebildete Körper, die noch keine Schichtung erkennen lassen. Solche bildet sich erst mit dem Wachsthum aus, mit welchem, je nach den spezifischen Eigenheiten, die Körner ihre Kugelform bewahren oder eine abweichende Gestalt annehmen. Ferner verharrt mit der Entwicklung das Schichtencentrum entweder in der Mitte oder wird unter Ausbildung excentrischer Schichtung auf die Seite gerückt.

Zunächst pflegt um den weichen Kern eine Kugelschale aus dichterer Substanz zu entstehen. Hat mit dem Flächenwachsthum dieser der weiche Kern sich wieder vergrössert, so wiederholt sich dieselbe Differenzirung, übrigens derart, dass die dichteren Kugelschalen durch weichere Kugelschalen getrennt bleiben. Bei gleichmässigem Wachsthum der Schalen bleiben die Körner concentrisch, bei einseitig gefördertem Wachsthum der Schalen werden sie excentrisch geschichtet. In beiden Fällen erreichen aber die Schichten nur eine gewisse Mächtigkeit, dann bildet sich in der Mitte der weicheren Zonen eine dichtere Schicht, in den dichteren Zonen eine wasserreichere Schicht aus. Da solche Spaltung nur mit gewisser Dicke der Zonen eintritt, werden die neu eingeschobenen Schichten in concentrisch geschichteten Körnern vollkommene Hohlkugeln, während sie in excentrischen Schichten die Form von Menisken haben, die sich da einschieben, wo die Schichten ihre grösste Mächtigkeit erreichen. Solche Differenzirungen in den weichen und dichten Schichten, sowie Formirung neuer Schichten um den weichen Kern wiederholen sich bis zur definiti-

---

1) Die Stärkekörner 1858, p. 289. — Nägeli's Theorie ist unter der Voraussetzung entwickelt, dass die Stärkekörner durch Intussusception wachsen. Selbst wenn diese Voraussetzung nicht zutrifft, behalten doch Nägeli's Erörterungen für die Theorie des Wachsens ihre volle Bedeutung, da in ihnen zuerst versucht wurde, die für Wachsthum durch Intussusception massgebenden Factoren, resp. ihr Zusammenwirken zu charakterisiren.

2) Vgl. die Figuren in Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 61.

ven Ausbildung des Stärkekorns. Dabei kann eine excentrisch werdende Schicht in der Richtung des stärksten Wachsthums ihren Durchmesser bis um das 160 fache vergrössern und hierbei in einen Complex von concentrischen Menisken zerfallen, während sie nach der anderen Seite hin sich nur wenig vom Schichtencentrum entfernt und ihren Durchmesser vielleicht kaum ändert. Einzelne Abweichungen werden hier nicht berücksichtigt, und so sei auch nur beiläufig erwähnt, dass vereinzelt in der Mitte des weichen Korns ein dichterer Kern entsteht, in welchem aber mit fernerem Wachsthum sich wieder ein Schichtencentrum aus weicher Substanz ausbildet.

Im Schichtencentrum sind die Wachsthumsvorgänge im Wesentlichen gleich in concentrisch, sowie in excentrisch geschichteten Körnern, und in jenem liegt immer ein Maximum des Wachsthums. Dieses ist in concentrisch geschichteten Körnern zugleich das Hauptmaximum, während in excentrisch geschichteten Körnern das ausgiebigste Wachsen in andere Partien, nämlich in den mathematischen Schwerpunkt des Stärkekorns, fallen kann.

Ausgehend von einem jugendlichen, eben der Beobachtung zugänglichen Stärkekorn, erörtert nun Nägeli, in wie weit die Wachsthumsvorgänge im Korn, insbesondere von den mit der Entwicklung sich ausbildenden Spannungserscheinungen, von der Nahrungszufuhr und der jeweils bestehenden, mit der Entwicklung aber veränderlichen Molecularstructur abhängen. Damit ist auch gesagt, dass der Complex der im jugendlichen Stärkekorn gegebenen Eigenschaften für dessen fernere Gestaltung entscheidend eingreift.

Im jugendlichen Stärkekorn bildet sich baldigst eine Schichtenspannung aus, die weiterhin gleichsinnig fortdauert. Die äusseren Schichten nämlich sind positiv gespannt (suchen sich auf grösseren Umfang auszudehnen) und wirken demgemäss dehnend auf die inneren, negativ gespannten Schichten. Solche Spannung kommt schon zu Wege, wenn die miteinander vereinigten Kugelschalen um gleiche Quotienten in die Fläche wachsen, und zwar steigt dann die Spannungsintensität mit der Abnahme des Krümmungsradius, da die Kraft, mit welcher die Trennung der vereinigten Kugel- oder Cylinderschalen angestrebt wird, dem Quadrat des Radius umgekehrt proportional ist. Die Intensität dieser Spannung kann natürlich nicht nach dieser Rechnung bemessen werden, da verschiedene Umstände modificirend eingreifen. Die Dehnung der negativ gespannten Schichten beschleunigt deren Wachsthum, und zwar um so mehr, je geringere Cohäsion sie besitzen. In den peripherischen Schichten ist zwar der positiven Spannung halber das Wachsthum verlangsamt, wird aber anderseits dadurch relativ begünstigt, dass sie die Nährlösung aus erster Hand empfangen und bei lebhaftem Verbrauch von Wachsthumsmaterial zu den inneren Schichten nur eine verdünntere Lösung gelangen kann.

Weiter haben alle Schichten das Bestreben, durch Vergrösserung der Micellen dichter (wasserärmer) zu werden, indess arbeitet dem insbesondere das durch Dehnung erzielte Wachsthum um so mehr entgegen, je lebhafter das Wachsen fortschreitet, indem damit fortwährend neue kleine Micellen zwischen die vorhandenen eingeschoben werden. Vergrössern sich aber die einzelnen Micellen, so erreichen sie damit eine gestreckte Form, deren längste Achse in Richtung der Radien des Stärkekorns gestellt ist (vgl. I, § 3). Hiermit werden nach den Achsenrichtungen Cohäsion und Wassergehalt different, und zwar ist

in tangentialer Richtung des Stärkekorns (also in Richtung der kleinsten Achsen der Micellen) der Wassergehalt am grössten, die Cohäsion somit am geringsten, aus den gleichen Gründen, welche herbeiführen, dass mit sinkender Grösse der Micellen der Wassergehalt der bezüglichen Substanz steigt. Verringerte Cohäsion erleichtert aber die Einschiebung von fester Substanz, und dieserhalb ist das Wachsthum in tangentialer Richtung, ausserdem überhaupt in weniger dichten Schichten begünstigt. Mit der Verkleinerung der intermicellaren, wassererfüllten Räume wird weiter die Bewegung der gelösten Nährstoffe verlangsamt und so einerseits die Zufuhr erschwert, anderseits die Möglichkeit gewonnen, der eingedrungenen Lösung das Nährmaterial um so vollständiger zu entziehen, und in diesem Sinne wird wieder mit der Dichte der peripherischen Schichten die Ernährung der inneren umschlossenen Schichten benachtheiligt.

Vorzüglich durch Spannungen wird nach Nägeli die Ausbildung weicher Schichten in dichteren Schichten erzielt, indem in diesen durch die auf Zerreissung zielende Dehnung das Wachsen local beschleunigt wird und eben durch Einschiebung neuer kleiner Micellen eine Zone aus wasserreicher Substanz entsteht. Diese negative Spannung wird im Allgemeinen mit der Dicke der Schichten zunehmen und gewöhnlich in der Mitte dieser ein Maximum erreichen. Daraus erklärt sich dann, dass die weichen Schichten gewöhnlich in der Mitte der dichten Schichten und erst, nachdem diese eine gewisse Mächtigkeit erreichten, auftreten; dass ferner in excentrisch werdenden Schichten wasserreichere Zonen nur in den dicker gewordenen Partien als Menisken sich einschieben. Je dichter eine Schicht, um so ausgiebiger wird (ceteris paribus) in dieser die bezügliche Zugspannung, die indess mit dem Krümmungsradius abnimmt und aus diesem Grunde in den inneren Schichten verstärkt wird. Factisch spalten diese gewöhnlich am häufigsten, doch hängt dieses von verschiedenen Umständen ab. In den dichtesten äusseren Schichten, die zudem hinsichtlich der Nahrungszufuhr begünstigt sind, werden weichere Zonen wohl namentlich deshalb seltener entstehen, weil deren Dickenwachsthum zumeist nicht ansehnlich ist, während sie, so lange das Korn wächst, in tangentialer Richtung ansehnlich zunehmen müssen.

Die wasserreicheren Schichten nehmen an Dicke in geringerem Grade zu, als es ihrem lebhaften Wachsthum entspricht, indem sie zu der Verdickung der wasserärmeren Schichten sehr wesentlich dadurch beitragen, dass die letzteren unmittelbar anstossenden Partien durch Vergrösserung der Micellen selbst dichte Substanz werden. Haben aber die weicheren Schichten eine gewisse Mächtigkeit erreicht, so tritt in ihnen, zumeist in der Mitte, eine dichtere Zone auf. Den Grund hierfür sucht Nägeli darin, dass bei einer gewissen Entfernung von den wasserarmen Schichten diese nicht mehr diejenigen Wirkungen genügend ausüben, welche zuvor die Verdichtung der wasserreicheren Schichten verhinderten. Ohne weiter die Anschauungen Nägeli's zu discutiren, muss ich doch bekennen, dass mir dessen Vorstellungen hier für die Erklärung der Thatsachen nicht ausreichend erscheinen.

Theilkörner entstehen, indem innerhalb des Kornes ein Micellarcomplex sich constituirt, welcher vermöge der ihm innewohnenden Dispositionen nach seiner Art weiter wächst, natürlich aber in seiner Ausbildung von den umgebenden Schichten, resp. den von diesen ausgehenden Wirkungen, beeinflusst

wird. Solche Stärkekornanfänge dürften innerhalb eines anderen Stärkekorns sich besonders leicht da bilden, wo die weitest gehenden Spannungen und Störungen des Gleichgewichtszustandes eintreten. Thatsächlich entstehen denn auch nach Nägeli Theilkörner vorzüglich da, wo hohe Spannungen sich ausbilden, nämlich nahe an der Peripherie des Kornes, in Ecken, Kanten und Vorsprüngen dieses, sowie im Schichtencentrum selbst. Ueber das Wachsthum der Theilkörner und über die Ursachen, durch die deren Trennung angestrebt, resp. erzielt wird, muss Näheres bei Nägeli nachgesehen werden. — Eine Anzahl der Argumente, welche Nägeli zur Ermittlung der Spannungszustände und der Molecularstructur verwerthete, sind in Kap. I (Bd. I) mitgetheilt worden.

Wachsthumsmechanik der Zellhaut.

§ 15. Die hohe Bedeutung mechanischer Dehnung für Wachsthum von Pflanzenorganen, somit für Flächenwachsthum der Zellhäute, ist in den vorigen Kapiteln (II u. III) vielfach besprochen. In gleicher Weise lehren zahlreiche andere Erfahrungen, dass es im Allgemeinen einer gewissen mechanischen Dehnung bedarf, um Flächenwachsthum einer Zellhaut zu erzielen. Hierzu reicht bei gewissen Zellhäuten eine geringe Dehnkraft aus, während in andern Wandungen erst Flächenwachsthum beginnt, wenn die Dehnung ein höheres Maass überschreitet, und in manchen, übrigens noch turgescenten Zellen vielleicht überhaupt durch keine Dehnkraft Wachsthum erzielt werden kann. In den wachsenden Organen wird begreiflicherweise mit der Dehnung das Wachsthum gesteigert, und dieses kann in normal ausgewachsenen Pflanzentheilen öfters durch vermehrte Dehnkraft wieder hervorgerufen werden. Das dürfte wohl durch mechanischen Zug in allen eben ausgewachsenen Internodien gelingen, ausserdem liefern noch andere Objecte, wie die Bewegungsgelenke der Blätter von Phaseolus und die Grasknoten Beispiele, dass eine durch Turgor gesteigerte Dehnung von neuem zu Wachsthum führen kann.

Anderseits tritt natürlich eine jede Herabdrückung der Dehnkraft dem Wachsthum hemmend entgegen. Dieses haben wir schon hinsichtlich der positiv gespannten Gewebe gelegentlich der Schilderung der Gewebespannung erfahren (II, § 7 u. a.). So erreichte das isolirte und in Wasser gelegte Mark eine oft weit ansehnlichere Länge, als es jemals im Internodium, in welchem die negativ gespannten Gewebe hemmend entgegen treten, erreicht haben würde. Selbst eben ausgewachsenen Internodien entnommen, kann das Mark noch erhebliche Verlängerung erfahren, und somit nochmals Wachsthum beginnen, nachdem es in der Pflanze sein Längenwachsthum abgeschlossen hatte. Die negativ gespannten Gewebe würden aber durchgehends ohne die von den positiv gespannten Geweben ausgehende Zugkraft geringere Länge erreichen. Auf eine gewisse Grösse würden jene durch die in ihren Zellen wirksame Turgorkraft gebracht sein, zu noch weitergehendem Wachsen musste diese mit der von anderen Geweben ausgehenden Zugkraft sich vereinen, und auch die so resultirende Dehnkraft genügte endlich nicht mehr, um Flächenwachsthum der Zellhäute zu erzielen. Aus solchem Antagonismus entgegengesetzt gespannter Gewebe resultirt, wie auch schon früher hervorgehoben ist, die von wachsenden Organen endlich erreichte Grösse.

So weit Wachsthum von mechanischer Zugkraft abhängt, ist das wirksame Maass dieser natürlich entscheidend, gleichviel ob die Dehnkraft durch Gewebespannung, Schichtenspannung oder Turgor gewonnen wird. Freilich ist, wie für die isolirte Zelle, auch für die Gewebeverbände, die im Wachsthum wirksame Dehnkraft wesentlich von der Turgorkraft abhängig. Denn durch diese wird die das Wachsthum der positiv gespannten Gewebe betreibende Kraft gewonnen, und diese Gewebe wirken eben auch dehnend auf die negativ gespannten Complexe. Analog ist das Verhältniss zwischen negativ und positiv gespannten Schichten einer einzelnen turgescenten Zelle. Auch in einer solchen hört das Flächenwachsthum der Haut auf, wenn der Turgor aufgehoben ist oder ein genügender Gegendruck von Aussen auf der Zelle lastet, worin ja im Marke die Ursache des Wachsthumsstillstandes liegt. Jedenfalls bedarf es einer gewissen spezifischen Turgorkraft, um Wachsthum in einer frei lebenden Zelle zu erzielen, und es ist zur Zeit noch nicht sicher ermittelt, ob es überhaupt Zellen gibt, deren Wandungen noch in die Fläche wachsen, wenn die Turgordehnung gerade aufgehoben ist, das Protoplasma aber der Zellwand anliegt. Mit der Contraction des Protoplasmakörpers wird natürlich die Nahrungszufuhr und hiermit schon aus diesem Grunde das Wachsthum der Zellhaut sistirt.

Ausser der mechanischen Dehnung, welche überhaupt nur ein Factor ist, sind insbesondere noch Nahrungszufuhr und Qualität der Wandung maassgebend für das Wachsthum, wenn auch begreiflicherweise in concreten Fällen oft schwierig oder gar nicht zu sagen ist, welchem Umstande vorwiegend ein erzielter Erfolg zu verdanken ist. Mit der Zufuhr der Nahrung hört natürlich alles mit Substanzzunahme verbundene Wachsthum der Zellhäute auf. Der mit Entziehung des Sauerstoffs erzielte Wachsthumsstillstand beruht u. a. offenbar darauf, dass die Thätigkeiten erlöschen, welche der Zellhaut das aus dem Protoplasma stammende Nährmaterial liefern. Denn der Turgor dauert zunächst in seiner vollen Höhe fort, und es ist gewiss sehr unwahrscheinlich, dass in diesem Falle durch Veränderungen in der Molecularstructur der Zellhäute das Wachsthum sistirt wird, das mit Zutritt des Sauerstoffs sogleich wieder beginnt.

Die thatsächlich verschiedene physikalische Beschaffenheit der Zellhäute ist gleichfalls sehr entscheidend für Wachsthum. Wenn auch im einzelnen Falle noch Zweifel bestehen, was in einem Erfolge der auf die Querschnittseinheit bezogenen geringeren Zugkraft oder der unterbrochenen Zufuhr von Nahrung zufällt, so ist doch jedenfalls soviel gewiss, dass dieselbe Dehnkraft (pro Querschnittseinheit) nicht in jeder Zellwand zur Erzielung von Wachsthum ausreicht. Es ergibt sich dieses aus verschiedenen in Kap. II und III (Bd. II) mitgetheilten Thatsachen. So fällt u. a. das Maximum des Längenzuwachses der Internodien nicht in den Vegetationspunct, obgleich in diesem die Turgorkraft, so weit bekannt, ebenso ansehnlich ist, als in schnellst wachsenden Zonen; auch sind gewiss oft in den eben wegen langsameren Wachsthums negativ gespannten Geweben die Zellwandungen (auf Querschnittseinheit bezogen) mit gleicher Intensität oder noch ansehnlicher gedehnt, als in den schnelleres Wachsthum erstrebenden positiv gespannten Geweben, und ebenso ist es in Zellwandungen, deren äussere cuticularisirte Schichten trotz der ansehnlicheren Dehnung langsamer wachsen, und deshalb eben negativ gegen die inneren Schichten gespannt bleiben. Schon diese Beispiele lehren, dass durchaus

nicht die Grösse der Dehnung allein entscheidend ist, und so wachsen auch die Staubfäden der Cynareen nicht, obgleich in diesen die Wandungen viel ansehnlicher gedehnt sind als in wachsenden Pflanzentheilen; freilich fehlt hier der Nachweis, dass genügendes Nährmaterial factisch den Wandungen zu Gebot steht.

Ob überhaupt Wachsthum vor sich geht, das ist eben auch von der spezifischen Molecularstructur der Wandungen abhängig, und wie in den Stärkekörnern sind sicher auch die von den Micellen der Zellhaut ausgehenden Molecularwirkungen wesentlich mitbestimmend für den Ort, an welchem Wachsthumsmaterial sich absetzt. Die in den gegebenen Dispositionen innerhalb der Zellhaut entspringenden Wirkungen werden wohl auch in erster Linie entscheidend sein, dass z. B. der Faden einer Vaucheria oder einer Spirogyra cylindrische Form annimmt, also grade in der Weise, wie es diese Gestaltung erfordert, in den wachsenden Zonen Micellen einlagert. Denn hinge die Einlagerung nur von der Dehnung ab, so wäre nicht einzusehen, warum cylindrische Zellen trotz ihres Wachsens nicht eine Kugelgestalt als endliche Gleichgewichtsfigur annehmen.

Welche besonderen, mit der Molecularstructur in Zusammenhang stehenden Eigenschaften entscheidend werden, wird für jeden concreten Fall zu bestimmen sein. Sehr wohl kann die nachweislich nach verschiedenen Richtungen öfters ungleiche Dehnbarkeit einmal den Ausschlag geben, muss aber nicht immer die entscheidende Ursache sein, und es ist wohl zu beachten, dass keineswegs allein die Grösse, sowie die Erweiterung der intermicellaren Räume allein bestimmend für Einschiebung von Wachsthumsmaterial ist. Wie die ungleiche physikalische Beschaffenheit der dieselbe Zelle umgrenzenden Wandungsflächen bedeutungsvoll für das Wachsthum ist, lehren u. a. die Fäden von Spirogyra, an denen nach dem Zerschneiden die nunmehr durch Gegendruck der Nachbarzelle nicht mehr gehemmte Querwand sich convex nach Aussen wölbt, und durch ferneres Wachsthum die übliche Gestalt der Endzelle des Fadens annimmt[1]. Auch sind schon früher (II, § 4) die cambialen Zellen der Wurzeln erwähnt, welche unter steigendem Turgor breiter, aber niederer werden, und in der Richtung dieser stärksten Dehnung in der Wurzel wachsen, und so diese verdicken helfen.

Die zur Einleitung von Flächenwachsthum nothwendige und in der Pflanze wirksame Dehnung scheint der Regel nach die Elastizitätsgrenze der Wandungen nicht zu überschreiten, somit zu wirken, indem durch Erweiterung der intermicellaren Räume und Aequilibrirung eines Theils der Cohäsionskraft die bezügliche Einlagerung von Wachsthumsmaterial ermöglicht wird, mag es sich dabei nun um Vergrösserung vorhandener oder Einschiebung neuer Micellen handeln. Dass durch die in den Pflanzen wirksamen Zugkräfte die Elastizitätsgrenze nicht überschritten wird, folgere ich aus der mit Entziehung des Sauerstoffs sofortigen Sistirung des Wachsens. Denn da hierbei Turgor und überhaupt die Spannungen zunächst nicht verringert werden, so würde auch noch gewisse Verlängerung zu Stande kommen, wenn die in der Pflanze gegebenen Zugkräfte ausreichten, die wachsthumsfähigen Zellhäute über die Elastizitätsgrenze zu dehnen.

1) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 118.

Mit einiger Wahrscheinlichkeit konnte auch de Vries aus seinen früher (II, p. 22) mitgetheilten Dehnungsversuchen folgern, dass die Elastizitätsgrenze der Wandungen durch die in wachsenden Organen thätige Turgorkraft nicht überschritten wird. Ferner habe ich[1]) gezeigt, dass in den Blattstielgelenken von Phaseolus durch gesteigerte Dehnung, aber ohne Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze, Wachsthum erzielt wird. Wird nämlich nach Umkehrung der Pflanze durch Geotropismus die Expansionskraft in der nun erdwärts gewandten Gelenkhälfte erheblich gesteigert, und diese selbst ansehnlich verlängert, so erfolgt doch erst ein gewisses Wachsthum in den parenchymatischen Zellen, wenn dieser Zustand einen oder einige Tage anhält, nicht wenn bald nach Erzielung der vollen Verlängerung in der Gelenkhälfte die Pflanze wieder in ihre normale aufrechte Stellung zurückgebracht wird. Auch bei dem Wachsthum der künstlichen Niederschlagsmembranen und ebenso der Plasmamembran[2]) spielt Dehnung über die Elastizitätsgrenze offenbar keine nothwendige Rolle beim Wachsthum, da beide durch einen Zug sogleich zerrissen werden, sobald das Wachsthumsmaterial ausgeschlossen ist.

Wie aber im Experimente, insbesondere in wachsthumsfähigen Zellen, die Elastizitätsgrenze mit genügender Dehnung überschritten wird, mag solches wohl auch gelegentlich in der Pflanze normal erreicht werden. Möglich, dass solches in wachsenden Gewebecomplexen in einzelnen Elementarorganen eintritt, denn dieses ist mit Rücksicht auf den Wachsthumsstillstand im sauerstofffreien Raum noch nicht ausgeschlossen, weil ja der Zuwachs auch aufhören muss, wenn nur in einer genügenden Zahl von Zellen das Wachsthum unmöglich gemacht wird. So könnte immer noch, wie es nach den Versuchen von Ambronn scheint (I, § 3), das jüngere Collenchym in wachsenden Internodien durch die in der Pflanze wirksamen Zugkräfte über die Elastizitätsgrenze gedehnt werden, und vielleicht trifft solches öfters zu in den abgestorbenen, aber dennoch wachsenden Elementarorganen der Internodien und anderer Pflanzentheile. Mögen hierbei immerhin vielleicht Wandungen von Spiralgefässen u. s. w., wie plastische Massen ausgezogen werden, soviel ist jedenfalls gewiss, dass ein solcher Vorgang in den activ wachsenden Zellen gewöhnlich keine Bedeutung hat, deren Flächenwachsthum also unter Substanzzunahme durch Intussusception zu Stande kommt. Ein Beispiel, dass auch in lebenden Zellen ein Zuwachs durch Ausziehen plastischer Zellhautmasse erzielt werden kann, liefert Oedogonium. Die Zellen dieser Alge bilden bekanntlich einen Zellstoffring, der nach dem Einreissen der Aussenhaut plötzlich durch Turgorkraft verlängert wird, und so zur Einschaltung eines cylindrischen Zellhautstückes führt[3]).

Ist nun auch kein Fall sicher gestellt, in welchem ohne äussere Dehnung Flächenwachsthum der Zellhaut zu Stande kommt, so könnte solches doch sehr wohl vorkommen, und man kann nicht behaupten, dass er z. B. in den unter Druckspannung stehenden Zellen nie realisirt ist. Jedenfalls aber bedarf es zum Wachsen organisirter Körper nicht immer einer äusseren Dehnkraft, und

1) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 139.
2) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 137.
3) Vgl. Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 193.

für Stärkekörner muss die Spannung durch Wachsthum der vereinigten Schichten zu Stande kommen, und müssen selbst entgegen einem äusseren Druck durch Einschiebung von Substanz, Micellen auseinander getrieben werden. Das muss aber auch geschehen, falls die Zellhaut durch Intussusception in die Dicke wächst, hierbei den mit der vollen Turgorkraft angepressten Protoplasmakörper vor sich herschiebt, und diesen in sich stark verdickenden Zellen öfters auf ein ziemlich enges Lumen einengt. Selbst wenn, wie ich vermuthe, Dickenwachsthum häufig durch Apposition zu Stande kommt, so findet hierbei doch immerhin ein Dickenwachsthum entgegen einem Drucke statt.

Wie in Internodien eine namhafte Verdickung erst nach Vollendung des Längenwachsthums zu beginnen pflegt, besteht auch eine analoge Correlation zwischen Verdickung und Flächenwachsthum der Zellwand, indem jene erst, oder wenigstens erst namhaft ihren Anfang nimmt, nachdem das Flächenwachsthum verlangsamt, resp. beendigt ist[1]. Auch kann die Verdickung der Zellwand sich steigern, wenn die Vergrösserung der Zellen eingeschränkt wird. So findet man in vielen Bäumen die kleinen Herbstholzzellen starkwandiger als die grösseren Zellen des Frühjahrsholzes, dem jene aber ähnlich werden, sobald sie in Folge verringerten Rindendruckes die Gestaltung der Frühjahrsholzzellen annehmen (vgl. II, § 36). Es macht also den Eindruck, als ob mit Einschränkung des Flächenwachsthums das disponible Nährmaterial zu Verdickung der Wandung Verwendung finde. Indess ist nicht anzunehmen, dass zwar dauernd eine Verdickung thätig sei, ihr Erfolg indess durch mechanische Dehnung der Membran verhindert werde. Denn wenn auch dieser Factor mit wirksam sein mag, so muss doch nach den vorherigen Erwägungen das Flächenwachsthum der Regel nach noch nicht durch einfaches plastisches Ausziehen von Membranen, sondern durch Einschiebung von Zellhautsubstanz vermittelt werden. Uebrigens ist auch bei Bildung künstlicher Niederschlagsmembranen unverkennbar, dass lebhaftes Flächenwachsthum der Verdickung hinderlich ist.

Die näheren Urschen, welchen besagte Correlation entspringt, sind noch aufzudecken. Voraussichtlich spielt die Beschlagnahme des Nährmaterials durch das Flächenwachsthum eine Rolle. Mit Beendigung dieses werden sich aber auch die micellare Structur und damit die von dieser abhängigen Molecularwirkungen ändern, so wie ja auch in der Stärke Verlangsamung des Wachsens Verdichtung der Substanz zur Folge hat. Welche Modificationen in der Zellhaut vorgehen, ist noch nicht näher ermittelt. Hofmeister's Annahme (l. c., p. 359), das Dickenwachsthum sei eine Folge davon, dass die grösseren Achsen der Micellen senkrecht gegen die Zellhautfläche orientirt wurden, ist eine mögliche, indess nicht nothwendige und durch thatsächliche Erfahrungen nicht zu stützende Hypothese. Ein mitwirkender Factor kann offenbar auch eine Verringerung des Turgors werden, die indess keineswegs eine nothwendige Bedingung für Beginn des Dickenwachsthums ist. Indem das Protoplasma gegen die Zellhautwandungen gepresst ist, der andere Zellen oder der eventuell eine Cuticularschicht als Widerlage dienen[2], wirkt dieser Druck der Quellung der

1) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 359.
2) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 217.

Haut in radialer Richtung entgegen, und erschwert somit die Einlagerung von Substanz in dieser Richtung. Bei Abhebung des Protoplasmas von der Zellwand entsteht sogar bei Algen öfter ein neues Zellwandstück um den contrahirten Theil des Protoplasmakörpers [1]), welches durch Wachsthum der alten Zellhaut apponirt werden kann, wie ich bei Vaucheria beobachtete.

Ausser den schon angedeuteten Beispielen lehren noch vielfache andere Erfahrungen, dass mit der Dehnung das Flächenwachsthum der Haut vermindert wird, gleichviel, ob die Verringerung der Dehnung erzielt wird durch Herabdrückung der aus Turgor oder Gewebespannung entspringenden Zugkräfte oder durch einen entsprechenden Gegendruck. Umgekehrt ist auch Beschleunigung des Wachsens durch gesteigerte Dehnung für viele Fälle bekannt. Da diese Beispiele an anderen Stellen zur Besprechung kommen, so sei hier nur auf einige hingewiesen. Verlangsamt wird das Wachsen, wenn die Turgorkraft durch Welken oder durch Salzlösungen verringert wird (II, § 35). Die hemmende Wirkung eines Gegendruckes lehrt das im Gewebeverband in seinem Wachsthum gehemmte Mark, ebenso die Ausbildung der Jahresringe (II, § 36). Mit Aufhebung oder Verminderung des Gegendruckes beginnt Wachsthum von Zellen, welches zur Bildung des Callus, der Thyllen (II, § 36) führt und das Wachsthum der andernfalls senkrecht verharrenden Querwände von Spirogyra veranlasst. Eine entsprechend zunehmende Turgorkraft wird nicht nur in den oben erwähnten Bohnengelenken, sondern vielfach in geotropischen und heliotropischen Beugungen die Ursache des diese erzeugenden Wachsthums (II, § 67).

Bei äusseren Eingriffen obiger und anderer Art können natürlich ausser der Dehnkraft andere für Wachsthum bedeutungsvolle Factoren variiren, und so kann unter Umständen als Resultante ein anderes Resultat erhalten werden, als die Zugkraft allein es erstrebte. So scheint das Wachsthum durch Anbringung eines spannenden Gewichts irgendwie beeinflusst zu werden, da hierdurch, trotz des vermehrten Zuges, nach Baranetzky [2]) eine Verlangsamung des Längenwachsthums erzielt wird. Durch Variationen des Gewichtes zwischen 2,5 und 35 gr wurde dabei die Wachsthumsschnelligkeit nicht merklich beeinflusst. Solche und andere auslösende Wirkungen können hier nicht berührt werden, wo wir uns an die unmittelbaren mechanischen Ursachen des Wachsens zu halten haben. Von den zunächst für Wachsthum maassgebenden Factoren ist aber, wie namentlich in Kap. II u. III (Bd. II behandelt wurde, die Qualität und die Dicke der Wandung gleichfalls mit dem Entwicklungsgang, sowie in Folge äusserer Einwirkungen veränderlich und das Gleiche gilt auch hinsichtlich des zum Wachsthum dienenden Nährmaterials, ebenso hinsichtlich der aus Turgor, Gewebespannung u. s. w. entspringenden Zug- und Druckkräfte.

Die mechanischen Ursachen, durch welche das Wachsthum beschleunigt, verlangsamt oder zum Stillstand gebracht wird, sind also nicht jedesmal dieselben und müssen für jeden speziellen Fall ermittelt werden. Nachweislich kann durch jeden einzelnen der obengenannten Factoren das Wachsthum sogar zum Stillstand gebracht werden, häufig wirken aber auch mehrere Factoren gleichzeitig zusammen. Auf einzelne Fälle kann hier nicht eingegangen werden, da solche schon in den vorigen Kapiteln erwähnt sind und ferner in den folgenden Kapiteln bei Besprechung von einzelnen Wachsthumsvorgängen die bestimmenden Factoren, soweit solche bekannt sind, Erwähnung finden.

Die mechanischen Ursachen, durch welche frei lebende einzelne Zellen oder auch die Zellen in einem Algenfaden nicht Kugel-, resp. Tonnenform annehmen, sind noch keiner kritischen Prüfung unterzogen. Sicher sind aber diese Ursachen gleichfalls nicht in jedem Falle dieselben, resp. dieselben Combinationen. Insbesondere werden hier Molecularstructur der Zellhaut und die nicht überall gleiche Zufuhr von Nährmaterial in mannigfacher Verwicklung wirksame Factoren sein. Im Gewebeverband kommen die hieraus entspringenden Beeinflussungen mit in Betracht. Dass Druck- und Zugverhältnisse die Gestaltung der Zellen modificiren, kann jeder Schnitt aus einem wachsenden Pflanzengewebe lehren.

---

1) Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 286.

2) Die tägl. Periodicität d. Längenwachsthums, 1879, p. 20. Separatabz. aus Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, VII sér., Bd. 27.

Wie Zug, Druck, Mangel oder Vorhandensein von Nährmaterial für sich oder in Combinationen auf Wachsthum und Gestaltung wirken, können recht wohl die aus künstlichen Niederschlagsmembranen gebildeten Zellen bei Herstellung der gewünschten Bedingungen lehren. Nur darf man nicht vergessen, dass die erzielten Gestaltungen nur für bestimmte Prämissen gelten und ähnliche Gestaltungen mit verschiedenen Mitteln zu erreichen sind [1].

Kapitel V.

Die Zuwachsbewegung.

Abschnitt I. Verlauf des Wachsens unter constanten Bedingungen.

§ 16. Während wir in den folgenden Abschnitten den Verlauf des Wachsens verfolgen, nehmen wir, wie in der Einleitung (I, p. 6) hervorgehoben wurde, den Complex von ererbten Eigenschaften als gegeben hin, vermöge welcher die Pflanze und ihre Theile ihre spezifische Gestaltung erreichen, und geben naturgemäss nicht eine einfache morphologische Schilderung des Entwicklungsganges. Unsere Aufgabe beschränkt sich also darauf, den Verlauf der Zuwachsbewegung unter constanten und veränderlichen äusseren Bedingungen im Allgemeinen zu verfolgen und, soweit bekannt, die vermittelnden mechanischen Ursachen darzulegen. Eine Reihe von Wachsthumsvorgängen, die Krümmungsbewegungen verschiedener Art erzeugen, findet übrigens hier nur beiläufige Berücksichtigung, da jene als die Ursachen von Bewegungsvorgängen in den diese behandelnden Kapiteln besprochen werden.

Wie das Leben, ist natürlich auch alle Zuwachsbewegung zeitlich begrenzt, doch haben oft lange vor dem Tode einzelne Glieder der Pflanze ihre endliche Grösse erreicht. Dies gilt ebensowohl für die überhaupt nur begrenzt wachsenden Blätter, Haare, als für sich dauernd verlängernde Stengel, Wurzeln u. s. w., an denen nur jugendlichere Zonen, nicht aber ältere Partien den Zuwachs vermitteln. Freilich kann nach Beendigung des Längenwachsthums eines Internodiums oder eines Wurzeltheils das Dickenwachsthum noch fortdauern, indess sind hierbei gleichfalls nur cambiale und jugendlichere Partien des Holzes und der Rinde betheiligt, während der Durchmesser des älteren Holzkörpers unverändert bleibt, und von Jahr zu Jahr sich demselben neue, nicht mehr wachsende Holzlagen anschliessen.

Die ganze Masse eines jugendlichen Embryos oder eines eben angelegten Pflanzenorganes ist zunächst in Wachsthum begriffen, zumeist gehen dann aber früher oder später gewisse Partien in einen Dauerzustand über, während andere Zonen sich noch weiter vergrössern. Diese werden weiterhin in den begrenzt

---

1) Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 219, Anmerkg.

wachsenden Organen früher oder später Dauergewebe, während bei unbegrenztem Wachsthum zwar auch gewisse Partien fortwährend ihr Wachsthum einstellen, eine Zone sich aber dauernd im wachsthumsfähigen und bildungsthätigen Zustand erhält, eine Zone, deren dem Entwicklungsstadium nach jugendlichste Theil Vegetationspunct genannt wird.

Fassen wir als concreten Fall den Vegetationspunct an der Spitze des Stengels oder der Wurzel eines phanerogamischen Gewächses ins Auge, der bekanntlich aus Urmeristem besteht, welches durch Theilung die Zellen schafft, aus denen die differenzirten Gewebe des Stengels hervorgehen. Dieser Uebergang vollzieht sich nur allmählich, wird unterhalb des Vegetationspunctes eben bemerklich, und erst ferner von diesem ist die Gewebedifferenzirung vollendet. Während dessen geht aber ein mit Zellstreckung und Zellvermehrung verbundenes bedeutendes Längenwachsthum vor sich, so dass eine durch zwei Querschnitte begrenzte Platte aus Urmeristem ein 100 bis 1000mal so langes Internodium liefern kann. Im Urmeristem erhält sich also das Bildungsgewebe, welches einst den ganzen jugendlichen Embryo constituirte, und wie von diesem die ganze Pflanze, so stammt der von einem ältern Entwicklungsstadium ab bemessene Zuwachs vom Urmeristem des Vegetationspunctes ab. Freilich wird in diesem selbst zunächst nur ein sehr kleiner Bruchtheil des Längenzuwachses erreicht, da letzteres vorzugsweise durch Streckung und Umbildung der aus dem Urmeristem austretenden Gewebeplatten vermittelt wird.

Analogen Verlauf der Zuwachsbewegung bieten die mit Scheitelzelle wachsenden und einzellige Pflanzen mit ausgeprägtem Scheitelwachsthum. Denn wird z. B. durch Zweitheilung der cylindrischen Scheitelzelle von Pterothamnion, Conferva oder anderen Algenfäden ein Segment abgeschnitten, so kommt, durch weitere Streckung dieses, Längenwachsthum der Alge zu Wege, und ebenso verlängern sich die bei einzelligen Algen (Vaucheria, Caulerpa) hinter dem Scheitel liegenden Zonen, so dass zwei Puncte auf der Zellhaut noch weit auseinanderrücken, ehe sie constante Entfernung bewahren. Den jugendlichsten Theil des Scheitels wird man hier gleichfalls Vegetationspunct nennen, der somit durchaus nicht ein Zellcomplex oder eine bestimmte einzelne Zelle zu sein braucht, übrigens der Natur der Sache nach auch bei Phanerogamen nicht scharf gegen die dem Urmeristem sich anschliessenden Zellen abgegrenzt ist.

Der Vegetationspunct bildet aber nicht immer die Spitze eines Organs, sondern kann mehr oder weniger entfernt von dieser, selbst an die Basis eines Pflanzengliedes zu liegen kommen. Solche intercalare Vegetationspuncte und Vegetationszonen finden sich vielfach, u. a. im basalen Theil der Blüthenschäfte vieler Liliaceen, der Blätter vieler Monocotylen, bei manchen Phycochromaceen, Draparnaldieen und Phaeosporeen u. s. w. Auch an der Wurzelspitze schafft der bedeckte Vegetationspunct, sowohl für den Wurzelkörper als für die Wurzelhaube, die den Zuwachs vermittelnden Zellen, und im Cambiumring ist der Vegetationspunct zu einem intercalaren Vegetationscylinder erweitert. Durch das hinter der Spitze des Pflanzentheils sich vollziehende Wachsthum wird jene vorwärts gestossen, und solches geschieht sowohl bei intercalarer als bei apicaler Lage des Vegetationspunctes, da die von diesem producirten Gewebeplatten noch bedeutende Streckung, also intercalares Wachsthum der zwischen den ausgewachsenen Theilen und dem Vegetationspunct liegenden Zonen erzielen.

Durch solches Wachsthum wird somit auch die Spitze einer Wurzel, eines Wurzelhaares, eines Rhizoms in den Boden getrieben.

Während so der Vegetationspunct fortgestossen wird, trägt er häufig nur sehr wenig zur Verlängerung des Ganzen bei, ja kann seine Thätigkeit vorübergehend oder dauernd eingestellt haben. So wächst ja der Vegetationspunct zunächst kaum in Knospen, welche nach winterlicher Ruhe im Frühjahr die im Herbst angelegten Blätter in acropetaler Folge entfalten, um weiterhin wieder seine Thätigkeit aufzunehmen[1]. Diese geht aber vielfach, so bei allen begrenzt wachsenden Organen, früher oder später verloren, während intercalares und durch Umbildung des im Vegetationspunct gegebenen Gewebes auch apicales Wachsthum noch längere oder kürzere Zeit fortdauert. Hierbei kann sich, muss sich aber nicht ein intercalarer Vegetationspunct ausbilden, und wo ein solcher besteht, ist allgemein in einem Jugendzustand des Organes die Spitze einmal Urmeristem, vielleicht auch längere Zeit ein thätiger apicaler Vegetationspunct gewesen. Die zumeist frühzeitig ihr Spitzenwachsthum einstellenden Blätter, ferner begrenzt wachsende Stengel, Thallome von Algen u. s. w. liefern für Obiges, auch für die Ausbildungen intercalarer Vegetationspuncte, Beispiele, auf die ich im Näheren hier nicht eingehen kann.

Gewebe, die zwar den Character des Urmeristems vollständig verloren, vermögen dennoch wieder normal thätige Vegetationspuncte auszubilden. Besonders augenscheinlich tritt solches uns entgegen, wenn in Folge von Verletzungen adventive Wurzeln oder Knospen, oder peridermbildende Meristeme in Geweben ihren Ursprung nehmen, die ohne solche Eingriffe ihren Ruhezustand dauernd bewahrt haben würden, obgleich sie, wie der Erfolg lehrt, Wachsthumsfähigkeit besassen. Die so entstehenden Vegetationspuncte könnte man, wie die nicht direct aus dem Urmeristem abstammenden Wurzeln, Knospen u. s. w. adventive Vegetationszonen nennen.

Die mannigfache Gestaltung der Pflanze und ihrer Glieder lehrt unmittelbar, dass das Wachsthum nach verschiedenen Achsen ungleich ausgiebig ist, und in dieser Hinsicht auch zeitliche Differenzen bestehen, indem z. B. ein Stengel erst nach vollendetem Längenwachsthum sich ansehnlich zu verdicken beginnt. Selten, z. B. wenn die Pflanze dauernd ihre Kugelgestalt bewahrt, findet eine nach allen Richtungen gleiche Zuwachsbewegung statt. Ist morphologisch eine Längsachse (Hauptachse oder schlechthin Achse) unterscheidbar, so nennen wir das in die Richtung dieser fallende Wachsthum Längenwachsthum, das senkrecht hinzu gerichtete Wachsthum radiales, Dicken- oder Breiten-Wachsthum. Die Zuwachsbewegung ist in längsgestreckten Organen natürlich am ausgiebigsten in Richtung der Hauptachse, kann aber auch in Richtung dieser gering sein, wie u. a. bei Zwiebeln, Knollen, bei Blättern von Lourea vespertilionis u. a., die breiter als lang sind, oder bei den auf sehr kurzem Stiel (der Hauptachse) wie ein Schirmdach sich ausbreitenden Haaren von Elaeagnus und den ähnlich sich verhaltenden Scheiben von Coleochaete. Die Hauptachse ist in höheren Pflanzen im Allgemeinen unzweifelhaft als die das Bildungscentrum der Querschnitte verbindende, also nicht immer mit dem geometrischen Mittelpunct

1) Vgl. Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 75.

zusammenfallende Linie bestimmt. Näher kann hier auf diese mehr in das Gebiet der Morphologie gehörige Frage nicht eingegangen werden[1].

Die allgemeinsten Erfahrungen lehren leicht, dass zeitliche Dauer, Schnelligkeit und endliche Ausgiebigkeit des Wachsens auch bei constanten Bedingungen spezifisch different sind. Wachsthumsschnelligkeit oder Wachthumsgeschwindigkeit[2] nennen wir die Zuwachsbewegung der Längeneinheit in der Zeiteinheit, und erhalten demgemäss die mittlere Wachsthumsschnelligkeit eines Stengels, einer Wurzel u. s. w., indem wir den Gesammtzuwachs in der Zeiteinheit durch die Länge der wachsenden Zone dividiren. Als Function der Zeit und der Wachsthumsschnelligkeit ergibt sich der endliche Zuwachs, die Zuwachsgrösse oder die Wachsthumsenergie[3], welche gleichfalls spezifisch different ist, denn z. B. gleich hohe Querplatten aus Urmeristem der Vegetationspuncte verschiedener Pflanzen können in ausgewachsenem Zustand Stengelstücke von wesentlich ungleicher Länge werden.

Gleichviel ob wir den Entwicklungsgang der ganzen Pflanze, eines einzelnen Organes dieser, einer bestimmten Gewebeplatte des Urmeristems, einer einzelnen Zelle oder eines Flächenelementes der Zellhaut ins Auge fassen, allgemein muss nothwendig die Wachsthumsschnelligkeit zwischen Beginn und Beendigung des Wachsens ein Maximum erreichen. So weit näher bekannt, liefert, constante Bedingungen vorausgesetzt, die graphische Darstellung erfahrungsgemäss der Regel nach, ja vielleicht immer keine gleichmässig steigende und fallende Curve, zeigt dagegen mehr oder weniger ausgeprägte secundäre Maxima und Minima, und zudem für verschiedene Pflanzen und Pflanzenglieder spezifisch verschiedenen Verlauf. Diesen aus inneren Eigenschaften entspringenden Wachsthumsverlauf werden wir die Entwicklungsperiode, oder mit Sachs[4] die grosse Periode oder grosse Curve des Wachsens der ganzen Pflanze, eines Blattes, einer Zelle u. s. w. nennen.

Eine Entwicklungsperiode im obigen Sinne hat überhaupt jede aus inneren Eigenschaften entspringende Function des Pflanzenkörpers. Denn jede Thätigkeit hat einen Anfang und ein Ende, beginnt ferner und endet nicht urplötzlich, wenn vielleicht auch die Curven sehr steil aufsteigen oder sich senken. Die Maxima verschiedener Functionen müssen natürlich zeitlich nicht zusammenfallen. So pflegt in einem gegebenen Internodium das Dickenwachsthum erst nach vollendetem Längenwachsthum seine grösste Ausgiebigkeit zu erlangen, und die Production organischer Substanz in den schon ausgewachsenen Blättern ein Maximum zu erreichen. Ein solches bieten auch Athmung, Aufnahme anorganischer Stoffe, Reizempfänglichkeit, kurz die verschiedensten

1) Vgl. Sachs, l. c., p. 101.

2) de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 632. Dieser Ausdruck ist dem von Askenasy (Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg 1878, Bd. 2, p. 10) benutzten »Wachsthumsintensität« vorzuziehen, da die mechanische Arbeit bei gleichem Zuwachs wesentlich verschieden sein kann. Den Begriff, welchen Askenasy (l. c., p. 11) mit Wachsthumsschnelligkeit verbindet, lasse ich hier, weil von keiner praktischen Bedeutung, unerörtert.

3) Sachs, Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 731.

4) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, p. 102. Diese grosse Periode umfasst die ganze Zeitdauer des Wachsens und somit sind andere Periodicitäten dieses in jener grossen Curve eingeschlossen.

Functionen, und anders ist es ja auch nicht, wenn wir den Entwicklungsgang des Menschen, die Ausbildung seiner geistigen und körperlichen Fähigkeiten verfolgen.

Der Vergleich gleichnamiger Organe zeigt, dass die Wachsthumsenergie ebenfalls eine grosse Periode aufzuweisen hat. Denn z. B. pflegen an dem Hauptstamm, wie an den einzelnen Seitenästen die Internodien, ebenso die Blätter [1]) von der Basis ab an Grösse zuzunehmen, an der Spitze aber endlich wieder abzunehmen. Ferner werden Seitenäste und Seitenwurzeln gegen die Spitze der bezüglichen Tragachsen hin zumeist kleiner, und die in den Jahresringen gelieferten Holzzuwachse erreichen in einem gewissen Alter des Baumes ein Maximum. Selbst die mittlere Länge der Zellen nimmt nach Sanio [2]) im Stamme und ebenso in den Aesten von Pinus sylvestris, von der Basis ab gerechnet, an Länge zu, um in gewissen Internodien ein Maximum zu erreichen und weiterhin wieder zurückzugehen.

Sämmtliche obige Betrachtungen über Gestaltung und Verlauf des Wachsens gelten ebensowohl für die aus Gewebecomplexen aufgebauten Pflanzen, als für die aus einer Zellkette oder nur aus einer Zelle bestehenden Algen und Pilze [3]). Das Wachsen hängt also nicht ab von der Zelltheilung, wohl aber ist diese durch jenes bedingt, da ja in jedem Falle erst durch Wachsthum der für Fächerung durch Wandungen geeignete Raum geschaffen wird. Demnach ist auch die Gestaltung eine Folge des spezifischen Wachsens, dem in der für jede Pflanze bestimmten Weise die Theilung der Zellen folgt. Doch auch ohne diese ist eine immerhin weitgehende Gliederung möglich, und die verschiedenen Arten des einzelligen Genus Caulerpa bieten eine viel weitergehende Differenzirung der äusserlichen Gestaltung, als nicht wenige aus vielen Zellen aufgebaute Algenkörper [4]). Die Fächerung durch Zellen ist allerdings für die Organismen nach mehr als einer Hinsicht bedeutungsvoll. So wird erst durch solche Fächerung die Festigkeit gewonnen, deren die grösseren Pflanzen bedürfen, und zu deren Erreichung in den verhältnissmässig grossen Zellen von Caulerpa aussteifende Querbalken aus Zellhautmasse dienen (II, § 2). Ausserdem wird mit der Separirung der einzelnen Protoplasmakörper die Einschaltung luftführender Räume u. s. w., die Möglichkeit einer weiteren Arbeitstheilung gewonnen, welche übrigens auch in den einzelligen Organismen (Caulerpa, Mucor u. a.) keineswegs mangelt.

Auf die grosse Periode der Wachsthumsenergie, welche in differenter Grösse gleichnamiger Glieder desselben Individuums ausgesprochen ist, soll hier nicht näher eingegangen und nur Einiges hinsichtlich dieser Grössen oder Längenperiode [5]) der Internodien mit-

---

1) Es ist dieses seit Goethe's Metamorphosenlehre bekannt.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 7, p. 402.

3) Die von Sachs (Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 197, Anmerkg.) vorgeschlagene Bezeichnung »nichtcelluläre Pflanzen« adoptire ich für die einzelligen Pflanzen nicht, in denen factisch, wie in anderen Zellen, der zum Wesen einer Zelle gehörige lebendige Protoplasmakörper lebt. Vgl. auch Schmitz, Ueber die Zellkerne d. Thallophyten in Sitzungsb. d. niederrhein. Ges. zu Bonn 4. Aug. 1879, p. 6 d. Separatabz.

4) Vgl. Cramer, Ueber hochdifferenzirte ein- u. wenigzellige Pflanzen in Sitzungsb. d. naturf. Ges. zu Zürich 9. Dez. 1878.

5) Diesen Ausdruck benutzte Moll, De invloed van Celdeeling en Celstrekking op den Groei, 1876.

getheilt werden. Die bezüglichen Thatsachen waren schon Hales[1] an Holzpflanzen bekannt, wurden dann von Münter[2] und von Moll (l. c.) näher verfolgt. Uebrigens ist an jedem Zweige einer Linde, eines Ahorns, einer Rosskastanie die geringere Grösse der basalen und apicalen Internodien eines Jahrestriebes zu bemerken. Diese fand u. a. Moll (l. c., p. 9) bei Cytisus Laburnum 6,0 und 14,5 mm, das grösste mittlere Internodium aber 64,0 mm lang. Aehnliche Verhältnisse bieten aus Zellketten bestehende Algen, an deren Seitenästen öfters die basale Zelle kleiner ist, wie dieses u. a. Nägeli[3] für Pterothamnion plumula und floccosum fand. Uebrigens gibt es auch Ausnahmen, und die apicalen Internodien, resp. Zellen, können in gewissen Pflanzen die längsten sein.

Es ist noch nicht kritisch untersucht, ob jene Grössendifferenzen allein von der Wachsthumsenergie abhängen oder ob nicht die Anlage der kleineren Internodien ursprünglich schon kleiner ausfiel, indem eine kürzere Querplatte aus Urparenchym zu deren Bildung verwandt wurde. Harting[4] und ebenso Moll nehmen eine geringere Wachsthumsenergie als Ursache an, ohne sichere Beweise zu liefern. Solche bieten auch nicht die Messungen Moll's (l. c., p. 57), nach denen gleichnamige Zellen in den kleineren Internodien ein klein wenig kürzer, als in den längeren Internodien sind, jedoch einen verhältnissmässig weit geringeren Längenunterschied besitzen, als die Internodien selbst, so dass also diese auch dann noch an Länge differiren würden, wenn durch Zellstreckung der bezügliche Längenunterschied der Zellen zur Ausgleichung käme. Uebrigens ist Moll's Ausspruch, die Längenperiode der Internodien sei ein Erfolg der Zelltheilung, incorrect, da diese letztere eine Folge des Wachsthums ist und demgemäss auch ohne Zelltheilung in Algeninternodien die analoge Grössenperiode besteht.

Die grosse Periode der Zuwachsbewegung.

§ 17. Werden wachsende Pflanzentheile durch äquidistante Tuschmarken in etwa 1 mm lange Zonen getheilt, so sind diese nach einiger Zeit in ungleichem Grade verlängert, da eben ein wachsender Pflanzentheil aus schneller und langsamer wachsenden Partien zusammengesetzt ist. Im Allgemeinen nimmt die aus dem Auseinanderrücken der Tuschmarken sich ergebende Wachsthumsgeschwindigkeit von dem Vegetationspunkt ab zu, erreicht näher oder ferner von diesem ein Maximum, um dann wieder bis zu den nicht mehr wachsenden Theilen des Pflanzenkörpers abzunehmen (Fig. 6). Die Curve bietet in manchen Fällen ein einzelnes Hauptmaximum, in anderen Fällen aber sehr ausgesprochene secundäre Maxima. Letzteres trifft u. a. bei allen in Nodien und Internodien gegliederten Stengeln, ersteres bei Wurzeln zu, an die, wie überhaupt an die nur ein Fallen und Steigen der bezüglichen Curve zeigenden Objecte wir uns zunächst halten wollen. Auch fassen wir in diesem Paragraphen speziell den Verlauf des Längenwachsthums bei apicalem Vegetationspuncte ins Auge, doch schliesst sich an diese, soweit die bisherigen Erfahrungen ein Urtheil erlauben, das von intercalaren Vegetationszonen ausgehende Wachsthum an.

Die durch die Fig. 6 ausgedrückte Vertheilung der Wachsthumsschnelligkeit in der Wurzel erklärt sich daraus, dass jedes vom Vegetationspunkt aus dem Wurzelkörper angesetzte Zuwachselement (hier also eine Querplatte aus

---

1) Statik d. Gewächse 1748, p. 184. Vgl. auch Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 144.

2) Bot. Ztg. 1843, p. 7.

3) Pflanzenphys. Unters. von Nägeli u. Cramer 1855, Bd. I, Taf. V u. VI. Vgl. auch Askenasy, l. c., p. 30.

4) Linnaea 1847, Bd. 19, p. 550.

Urmeristem) dieselbe Entwicklungsperiode durchläuft, also zunächst eine Steigerung, späterhin eine Abnahme der Wachsthumsschnelligkeit aufzuweisen hat. So wird nach einem gewissen Zeitintervall die Zone 1 (richtiger ein Theil der aus dieser hervorgehenden Zone) die Lage und die Wachsthumsschnelligkeit von Zone 2, später von Zone 3 u. s. w. erreicht haben. Inzwischen aber wurden weitere, vom Vegetationspunkt erzeugte Zuwachselemente fortgebildet, so dass die Zone maximaler Wachsthumsschnelligkeit sich dauernd in gleichem Abstand von dem Wurzelscheitel erhält und die Länge der wachsenden Zone dieselbe bleibt, indem fortwährend ältere Partien der Wachsthumszone in Dauergewebe übergehen.

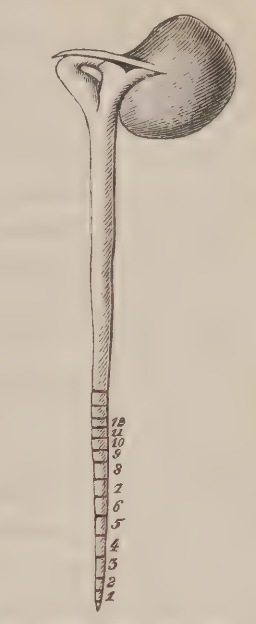


Fig. 6. Auf die Wurzel dieser Keimpflanze waren äquidistante (1 mm) Tuschmarken aufgetragen, die sich nach 8 Stunden, während welcher die Wurzel in Wasser tauchte, in der durch die Figur wiedergegebenen gegenseitigen Entfernung befanden. Der grösste Zuwachs liegt hiernach in Zone 4, Zone 9 ist noch etwas, Zone 10 nicht mehr gewachsen.

Die Wachsthumsgeschwindigkeit, welche ein Zuwachselement bis zum Uebergang in Dauergewebe successive durchzumachen hat, wird also durch die in den Zonen 1, 2, 3 u. s. w. herrschende Wachsthumsgeschwindigkeit angezeigt. Vorausgesetzt, dass diese mit äusseren Bedingungen in allen Zonen sich in gleichem Verhältniss ändert, bleibt die gleiche Relation bestehen, wenn auch die Zuwachsschnelligkeit gesteigert oder verlangsamt wird, und demgemäss ein Zuwachselement seine grosse Periode in kürzerer oder längerer Zeit durchläuft. In diesem Sinne wird also die grosse Periode eines Zuwachselements unabhängig von der mit der Temperatur und anderen Einwirkungen veränderlichen zeitlichen Dauer gekennzeichnet. Die Länge der wachsenden Zone ist natürlich abhängig von der Zahl der gleichzeitig wachsenden Zuwachselemente und der Vergrösserung, welche diese erreichen. Denn würde z. B. die grosse Periode eines Zuwachselementes, das durch Zone 1 in Fig. 6 repräsentirt sein mag, dieselbe bleiben, während des Verlaufs jener aber öfters, als in der Wurzel von Viciá faba, ein Zuwachselement von der Beschaffenheit der Zone 1 nachgeschoben, so wäre eine Verlängerung der Wachsthumszone eine nothwendige Folge, ebenso wenn bei gleicher Production von Zuwachselementen eine jede Querplatte auf grössere Länge als in der Figur heranwüchse.

Die relative Zuwachsbewegung in der wachsenden Partie einer Pflanze kann auch aus natürlich gegebenen Marken ermittelt werden. Wenn z. B. in einem aus aneinandergereihten Zellen bestehenden Algenfaden oder Pilzfaden die successive von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente gleiche Grösse haben und durch fernere Streckung zu gleicher endlicher Länge heranwachsen, so ist natürlich ihr Wachsthum beendigt, sobald sie die Grösse der älteren Gliederzellen des Fadens erreichen. In der nebenstehenden schematischen Figur 7 würde somit Segment 4, das die Grösse von 5 erreichte, ausgewachsen sein. Nach einer gewissen Zeit wird Segment 3 = 4, 2 = 3, 1 = 2 geworden, ein neugebildetes Segment 1′ aber an Stelle von 1 getreten sein, und die Differenzen 4—3, 3—2, 2—1 ergeben somit die Zuwachse der bezüglichen Segmente in

Fig. 7.

dieser Zeit, in welcher zugleich ein neues Segment (Zuwachselement) dem Faden als Baustein angesetzt wurde. Durch Division des gefundenen Zuwachses eines Segments durch die Ausgangslänge dieses (z. B. $\frac{3-2}{2}$) ergibt sich die mittlere Wachsthumsschnelligkeit für die fragliche Zone, in dem zwischen der Theilung der Scheitelzelle verstreichenden, also zur Neubildung eines Segments nöthigen Zeitintervall. Während dieses ist der Gesammtzuwachs des Fadens gleich der Länge eines ausgewachsenen Segments. Man ersieht dieses leicht, wenn man beachtet, dass Scheitelzelle und Segmente des Fadens wieder die ursprüngliche Gestaltung erreichten, die Ziffern der früheren Segmente aber je um 1 erhöht werden müssen, also ein weiteres ausgewachsenes Segment der nicht wachsenden Zone hinzugefügt wurde.

Ein solcher Zuwachs um ein ausgebildetes Segment wird natürlich nach Gunst oder Ungunst äusserer Einflüsse kürzere oder längere Zeit erfordern, doch wird, wieder relativ gleiche Beeinflussung des Wachsthums aller Zonen vorausgesetzt, das Verhältniss der Wachsthumsschnelligkeit der einzelnen Segmente und der Scheitelzelle unverändert bleiben, und in dem zwischen Bildung zweier Segmente verlaufenden Intervall wäre somit ein von absoluter Zeit und von äusseren Verhältnissen unabhängiges Maass für die Beurtheilung der Zuwachsbewegung gegeben. Der Versuch Askenasy's, auf diesem Wege ein von der absoluten Zuwachsschnelligkeit unabhängiges Maass für die Beurtheilung der Zuwachsbewegung zu finden, ist sehr beachtenswerth, indess nicht von höherer practischer Bedeutung. Denn die supponirte Voraussetzung, die Zuwachsbewegung werde in allen Theilen in relativ gleichem Maasse beeinflusst, trifft nicht, sicher nicht für alle Fälle zu, und dieserhalb erreichen auch Segmente (desgleichen Internodien u. s. w.) unter verschiedenen äusseren Verhältnissen ungleiche Längen. Aber auch aus inneren Ursachen, als Folge der Entwicklungsperiode, schwankt die Länge der Gliederzellen, der Internodien u. s. w., differirt übrigens in der Mitte von Algenfäden und Stengeln höherer Pflanzen namentlich dann nicht ansehnlich, wenn das bezügliche Organ aus vielen Internodien aufgebaut wird.

In gleicher Weise kann auch die Distanz von Blättern oder Blattquirlen zur Ermittlung der Zuwachsbewegung in Stengeln benutzt werden. Auch würde natürlich Aehnliches, wie durch Einsetzung neuer Scheidewände in Algenfäden an Wurzeln, erreicht, wenn etwa 1 mm hinter der Spitze eine Marke aufgesetzt und dieses jedesmal wiederholt würde, nachdem die jüngste Marke sich 2 mm von der Spitze entfernt findet.

Ist aber ein Pflanzentheil nicht seiner ganzen Länge nach gleichartig gebaut, so wird im Allgemeinen die Entwicklungsperiode nicht für alle successiv gebildete Zuwachselemente gleichartig sein. Augenscheinlich zeigen solche Differenzen die in Nodien und Internodien deutlich gegliederten Stengel. Ein Blick auf die in der Knospe noch dicht genäherten Blattquirle von Hippuris, Galium u. s. w. lehrt sogleich, dass hier die Internodien in viel höherem Grade

---

1) Neue Methode, um die Vertheilung d. Wachsthumsintensität zu bestimmen, in Verhandl. d. naturh.-med. Vereins z. Heidelberg 1878, Bd. 2, p. 1 ff. Askenasy nennt ein solches Intervall ein »Plastochron«.

als die Nodien wachsen müssen, um eben diese auf die endliche Distanz auseinanderzurücken. Ebenso ist es u. a. bei Chara, in deren Scheitelzelle abwechselnd eine Nodium- und Internodiumzelle abgeschnitten wird, und diese zu erheblicher Länge heranwächst, während die Nodienzelle den relativ niedrig bleibenden Knoten bildet (vgl. Abbildg. in Sachs' Lehrbuch, IV. Aufl. p. 156).

In den einzelnen Zonen der Internodien kann wieder die Zuwachsbewegung einen ungleichen Verlauf haben, und in der That ist bekannt, dass vielfach entweder in obern, untern oder mittlern Zonen das Wachsthum relativ lange anhält. In den Stengelinternodien scheint, nach den Erfahrungen Grisebach's [1], sogar ein ungleicher Verlauf der grossen Periode in einzelnen Zuwachselementen ein sehr gewöhnlicher Fall zu sein, und in späteren Wachsthumsphasen auch an solchen Internodien häufig bemerklich zu werden, an denen in jüngeren Stadien die Zuwachse für gleich grosse, durch Striche markirte Zonen gleich ausfiel. Ohne hier Einzelheiten mitzutheilen, erinnere ich an den evidenten Fall, dass eine intercalare Zone noch längere Zeit thätig bleibt, nachdem der grössere Theil des Internodiums bereits seine definitive Länge erreichte. Durch eine solche Zone an der Basis des Stengelgliedes von Polygonum orientale wird z. B. nach Grisebach die Einschaltung eines bis zu 3 Zoll langen Internodiumstückes besorgt. Auch an der Basis der Internodien von Gräsern, von Equisetum u. a. ist eine solche intercalare Vegetationsplatte gewisse Zeit thätig, während sie in anderen Pflanzen an der Spitze der Internodien zu finden ist. Da wo keine intercalaren Vegetationszonen sich erhalten, ist nach Grisebach ein nach dem Vegetationspunct fortschreitendes, also centripetales Erlöschen des Wachsthums in den Internodien am häufigsten (l. c., p. 284).

Gleiche Verhältnisse kommen ferner in nur einzelligen Internodien vor. Nach Nägeli [2] wachsen die Seitenäste producirenden Zellen von Pterothamnion, plumula und floccosum zuerst im unteren, von der Scheitelzelle abgewandten Theil fast $2^1/_2$mal so schnell als im oberen Theil, in welchem in späteren Phasen der Entwicklung der Zuwachs am ausgiebigsten ist. Auf solche Zuwachsbewegung konnte Nägeli aus der mit der Entwicklung veränderlichen Entfernung eines in der Seitenwand befindlichen Tüpfelcanals von der oberen (nach der Spitze gerichteten), resp. unteren Begrenzungswand der Nodiumzelle dieser Algen schliessen. Eine ungleiche Vertheilung des Wachsthums in Zellen einer Fadenalge bietet u. a. auch Oedogonium, indem durch Dehnung eines zuvor angelegten Zellstoffringes ein cylindrisches Zellhautstück von relativ ansehnlicher Länge plötzlich eingeschaltet wird [3].

Wird in obigen und andern Fällen die Wachsthumsschnelligkeit graphisch

---

1) Archiv f. Naturgesch. v. Erichson 1843, IX, Bd. 1, p. 275, u. 1844, X, Bd. 1, p. 134. — Weitere Lit. bei Harting, Linnaea 1847, Bd. 19, p. 479; Münter, Linnaea 1841, Bd. 15, p. 209, u. Bot. Ztg. 1843, p. 69; Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instit. 1872, Bd. I, p. 127, u. Flora 1873, p. 323; Strehl, Unters. über Längenwachsthum d. Wurzel u. d. hypocotyl. Gliedes, 1874; Bennet, Botan. Jahresb. 1876, p. 743; Stebler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, Bd. 11, p. 47 (für Blattwachsthum); Askenasy, 1878, l. c. — Zusammenfassungen bei Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 417, 528.

2) Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Bd. I, p. 60.

3) Vgl. Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 193; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 546.

dargestellt, so erhält man natürlich eine verschiedene Maxima und Minima bietende Curve, die streckenweise sogar mit der Abscissenachse zusammenfallen kann, da u. a. in den intercalare Zonen ausbildenden Internodien wachsende Partien durch nicht mehr in die Länge wachsende Stücke getrennt sein können. Es ist dieser Curvenverlauf zunächst dadurch erzielt, dass die grosse Periode für die successiven Zuwachselemente nicht gleichartig ausfällt, aber auch die Wachsthumscurve jedes einzelnen Zuwachselements wird bei constanten äusseren Bedingungen vielfach, wahrscheinlich sogar allgemein secundäre Maxima und Minima bieten. Wenigstens wird durch eine solche Curve die Zuwachsbewegung der ganzen Pflanze und auch einzelner, durch Marken abgegrenzter, wachsender Zonen ausgedrückt, auch für die Wurzeln, in denen die aufeinander folgenden Zuwachselemente im Allgemeinen die grosse Periode in gleichartiger Weise durchlaufen (II, § 18). In Pflanzentheilen, die aus inneren Ursachen zeitweise ihr Wachsthum einstellen, wird natürlich auch die Wachsthumscurve der grossen Periode zeitweise auf Null herabsinken.

Die Zeitdauer der grossen Periode ist spezifisch und nach äusseren Verhältnissen verschieden. Die grosse Periode eines Stengels, einer Wurzel erstreckt sich über die ganze Zeit, in der noch Längenwachsthum thätig ist, somit für Bäume unter Umständen über 1000 und mehr Jahre. Andere Pflanzen und Pflanzenorgane durchlaufen ihren Entwicklungsgang schneller. Für die Fruchtträger von Schimmelpilzen ist das Wachsthum bald vollendet, und für Phycomyces nitens spielt sich z. B. die grosse Periode nach Vines[1] in 24—30 Stunden ab. Viel kürzer ist offenbar die grosse Periode des Wachsthums der Spaltpilze, da eine Generationsdauer der schneller wachsenden Formen im Durchschnitt 25 Minuten beträgt[2]. Die grosse Periode eines Zuwachselementes wird in länger lebenden Pflanzen immer kürzer als die der ganzen Pflanze sein. Denn in dieser sind stets nur Zuwachselemente jüngeren Ursprungs im Wachsen, und in den in früher Jugend in Dauerzustand übergegangenen Zuwachsen ist im hohen Alter eines Baumes keine lebendige Zelle mehr zu finden.

Die Länge der wachsenden Zone bietet weitgehende spezifische und auch nicht unerhebliche individuelle Differenzen. Während an Stengeltheilen ein verhältnissmässig langes Stück im Wachsen begriffen ist, pflegt an den im Boden und Wasser lebenden Wurzeln die wachsende Partie relativ kurz zu sein, kann an Luftwurzeln aber erhebliche Länge erreichen. Im Stengel von Galium mollugo sind nach Askenasy (l. c., p. 74) 8—10 Internodien, vom Vegetationspunct ab gerechnet, in Wachsthum begriffen, und die wachsende Zone ist 2—4 cm ang. Nach demselben Autor ist die Anzahl im Wachsthum begriffener Internodien (J), resp. die Länge der wachsenden Zone (L): Aristolochia sipho J = 8—10, L = 40—50 cm; Elodea canadensis J = 40—50, L = 2—3 cm; Myriophyllum verticillatum J 25—30, L = 5—10 cm. Hippuris vulgaris hat sehr viele noch wachsende Internodien und eine Wachsthumszone von 20—30 cm Länge, dagegen kommt die noch längere Wachsthumszone von Aristolochia sipho zu Stande, indem die wenigen wachsenden Internodien sehr ansehnliche

---

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 136.
2) Buchner u. Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 7. Febr. 1880, p. 375.

Länge erreichen[1]. Die Länge der wachsenden Region überschreitet in Landwurzeln selten 10 mm, und erreicht in andern Fällen nicht 4 mm[2]. In den Luftwurzeln von Monstera deliciosa fand hingegen Sachs[3] die Wachsthumszone über 30—70 mm, in Luftwurzeln von Vitis velutina selbst über 100 mm lang.

Auch niedere Organismen haben weitgehende Differenzen hinsichtlich der Länge der Wachsthumszone aufzuweisen. Während bei Cladophoreen, Sphacelarieen, Vorkeimen der Laubmoose das Längenwachsthum ganz oder wesentlich auf die Scheitelzelle beschränkt ist, steht das Wachsthum bei Callithamnion scopulorum nach Askenasy jedenfalls nicht vor dem 30. oder 40. Segmente stille, und beispielsweise zeigen auch Pterothamnion plumula und floccosum noch Wachsthum in weit von der Scheitelzelle abliegenden Segmenten[4]. Die Fäden von Spirogyra können sogar ihrer ganzen Länge nach im Wachsthum begriffen bleiben. Einzellige Organismen ergeben gleichfalls analoge Unterschiede, doch ist die Ausdehnung der wachsenden Zone an diesen noch nicht genauer untersucht. Das über die Länge intercalarer Wachsthumszonen Bekannte braucht nicht weiter erörtert zu werden, da es sich dem über apicale Zonen Gesagten wesentlich anschliesst. Der von der Wachsthumszone occupirte Bruchtheil der Gesammtlänge des Pflanzenkörpers variirt natürlich mit der Vergrösserung der Pflanze, und in dem Embryo eines Baumes war ja einmal der ganze Körper im Wachsthum begriffen.

Die Zone grösster Wachsthumsschnelligkeit befindet sich zumeist zwischen dem Vegetationspunct und der Mitte der wachsenden Region. Demnach liefert die graphische Darstellung, abgesehen von secundären Maxima, eine steiler aufsteigende, nach den ausgewachsenen Partien hin aber weniger steil abfallende und namentlich öfters zuletzt flacher verlaufende Curve. So ist es nach Askenasy[5] an allen untersuchten, mit apicalem Vegetationspunct wachsenden Stengeltheilen, bei Galium mollugo, Nitella flexilis, Aristolochia sipho u. a. Ebenso ergeben die unten mitgetheilten Messungen dasselbe für Wurzeln, an denen übrigens das Wachsthumsmaximum der Mitte der wachsenden Zone häufiger näher gerückt als an Stengeln zu sein scheint, und an einzelnen Luftwurzeln von Monstera deliciosa fand Sachs sogar ein Wachsthumsmaximum hinter der Mitte der wachsenden Region.

In Knospen ist augenscheinlich die Wachsthumsschnelligkeit zunächst gering, um erst weiterhin mit Streckung der Internodien eine steiler aufsteigende Curve zu liefern, und in den Wurzeln dürfte der Verlauf dieser im Wesentlichen ähnlich sein. In den Scheitel des thätigen Vegetationspunctes

---

1) Nach Harting (Linnaea 1847, Bd. 19, p. 474) sind an Landpflanzen gewöhnlich 3—7 direct sichtbare Internodien im Wachsthum begriffen. Weitere Angaben in der p. 71, Anmerk. 1, citirten Literatur.

2) Weitere Angaben bei Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873—74, Bd. I, p. 414, 590, und in den anderweitig citirten Arbeiten von Ohlert, Cisielski, Strehl u. s. w.

3) L. c., p. 593.

4) Vgl. Askenasy, l. c., p. 28, u. die hier citirte Literatur. Ausserdem u. a. Mohl, Verm. Schriften 1845, p. 362; Geyler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 479; Pringsheim, Ueber d. Gang d. morphol. Differenzirung d. Sphacelarien-Reihe 1873, p. 145.

5) L. c., Taf. 2 u. 3 u. s. w. Auch aus den Beobachtungen früherer Forscher geht dasselbe hervor. Vgl. z. B. Sachs, Flora 1873, p. 323, u. die p. 71 citirte Lit.

scheint das Wachsthumsmaximum niemals zu rücken, wenn es auch jenem in manchen Objecten mehr genähert wird. So dürfte auch bei Sphacelaria, bei der Wachsthum nur in der Scheitelzelle stattfindet, doch nicht der Scheitel selbst, sondern eine etwas rückwärts liegende Zone die grösste Wachsthumsschnelligkeit besitzen, doch sind freilich Belege für diese und viele andere Fälle noch nicht beigebracht.

Die Länge der wachsenden Region ist bei ungleichen Individuen an gleichnamigen Organen nicht unwesentlich verschieden, und ändert sich auch mit dem Entwicklungsstadium. Nach dem Vorhandensein ausgewachsener Theile, nimmt nach Sachs [1]) an oberirdischen Stengeltheilen die Länge der wachsenden Region zu, um mit höherem Alter wieder abzunehmen, und vermuthlich ist solches der normale Gang auch in anderen Pflanzentheilen. An kräftig sich entwickelnden Stengeltrieben von Galium mollugo fand Askenasy [2]) die wachsende Region beträchtlich länger, als an schwächlichen Trieben, und vielleicht steht es wenigstens in einem gewissen Zusammenhang hiermit, dass in den an sich schwächeren Nebenwurzeln nach Sachs [3]) die Wachsthumsregion durchweg kürzer ist als an Hauptwurzeln.

Welchen Einfluss ein durch Temperatur oder andere Verhältnisse beschleunigtes Wachsthum auf die Länge der wachsenden Region hat, ist noch nicht näher untersucht; vielleicht dass die Länge mit dem Wachsthum etwas zunimmt. Eine Zunahme wird auch durch dauernde Entziehung des Lichtes erzielt, indem die Internodien länger werden, ohne dass die Zahl der wachsenden Internodien sich ändert [5]).

Der Complex nächster mechanischer Ursachen, welchem der bezügliche Verlauf der grossen Periode entspringt, ist zwar noch nicht ganz exact in seine einzelnen Factoren zergliedert, doch spielen Qualität und Dicke der Zellhaut, sowie die wirkenden Zugkräfte jedenfalls eine wesentlich entscheidende Rolle mit. Es ist schon in § 5 (Bd. II) besprochen worden, dass im Allgemeinen in der Zone grösster Wachsthumsschnelligkeit die Turgordehnung der Wandungen am ansehnlichsten ist, und dass die Wachsthumsschnelligkeit sowohl gegen den Vegetationspunct als auch gegen die ausgewachsenen Gewebe hin abnimmt (vgl. die p. 21 mitgetheilte Tabelle). Diese ansehnlichere Dehnung, und ebenso die ansehnlichere Wachsthumsschnelligkeit wird, wie früher erörtert, offenbar in erster Linie mitbestimmt durch die Qualität der Zellwandung, da in den noch jugendlicheren Geweben die dehnende Kraft, der Turgor, eher etwas höher als geringer ist, wie in der Zone maximaler Wachsthumsschnelligkeit. Die Wandungen älterer Gewebe gestatten überhaupt einen geringeren Spielraum der Dehnbarkeit, zugleich ändert sich mit ihrer Qualität auch die Dicke der Wandung und damit die Grösse der Dehnung, endlich scheint auch öfters der Tur-

---

1) Flora 1873, p. 322.

2) L. c., p. 74. Nach Hofmeister (Allgem. Morphologie 1868, p. 421) beherbergt eine Knospe kräftiger Stengel zahlreichere Internodien, als eine Knospe schwächlicher Stengel.

3) Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1874, p. 592.

4) Damit hängt vielleicht zusammen, dass nach Sachs die wachsende Region an den in Luft wachsenden Wurzeln kürzer, als an den in Erde oder Wasser wachsenden Wurzeln zu sein scheint (l. c., p. 418).

5) Askenasy, l. c., p. 83.

gor der dem ausgewachsenen Zustand entgegen gehenden Zellen geringer zu werden. Alle diese Umstände wirken zusammen, um das Wachsthum zu hemmen, wobei zugleich die negativ gespannten Gewebe die positiv gespannten Gewebe verhindern, die Länge zu erreichen, nach der sie streben. Auch über die Bedeutung der Gewebespannung für das Wachsen ist schon § 7 gehandelt worden, ebenso wurden in § 15 (Bd. II) die allgemein für Wachsthum der Zellwandung und der Zellen maassgebenden Factoren besprochen.

Mag in Gewebecomplexen in concreten Fällen der mit der fortschreitenden Entwicklung etwas sinkende Turgor hemmend für das Wachsthum sein, so fällt doch dieser Factor nicht ins Gewicht in einzelligen Pflanzen, da ja der hydrostatische Druck sich gleichmässig vertheilt. Die thatsächliche wirksame Dehnkraft ist aber umgekehrt proportional dem Krümmungsradius, und deshalb in der Zellwand des calottenförmigen Scheitels geringer, als, wenigstens parallel der Längsachse, in den cylindrisch gewordenen Theilen (vgl. II, § 4). Wenn nun trotz dieser geringeren Componente der Dehnkraft in dem calottenförmig gekrümmten Scheiteltheil von Caulerpa, Vaucheria, ebenso in der ja allein wachsenden Scheitelzelle von Sphacelaria Wachsthum von statten geht (ohne dass gerade das Maximum hier liegen muss), so wird hier insbesondere wohl die Qualität der Wandung entscheidend sein. Bestimmte Untersuchungen sind an diesen Objecten nicht gemacht, doch dürfte schon nach dem Augenschein bei Sphacelaria, Vaucheria u. a. aus der Dickenzunahme der Zellwandung kein wesentlich hemmender Factor entspringen.

Historisches. Der von Sachs grosse Periode (= Entwicklungsperiode) genannte Entwicklungsgang wurde für die Internodien in allen Hauptzügen richtig von Harting[1]) erkannt, der ausserdem hervorhob, dass ein jedes aus dem Knospenzustand tretende Internodium (Zuwachselement) allmählich die Entwicklungsstadien der älteren Internodien zu durchlaufen hat. Für einzelne Theile und für die ganze Pflanze wurde weiterhin ein solcher Entwicklungsgang von Rauwenhoff[2]), Köppen[3]) u. A., namentlich aber von Sachs[4]) erwiesen. Die Wachsthumsvertheilung in der Wurzel wurde zunächst, freilich sehr unbestimmt, von Ohlert[5]) durch das bezügliche Auseinanderrücken aufgetragener farbiger Marken, weiterhin dann genauer von Wigand[6]), Hofmeister[7]), Frank[8]), N. J. C. Müller[9]), Cisielski[10]) und Sachs[11]) studirt. Die Wachsthumsvertheilung im Stengel ist durch Grisebach (1843) und andere p. 71 citirte Forscher verfolgt, indem Marken nach dem Vorgange Ohlert's aufgetragen wurden. Aus der relativen Länge der Glieder wurde die Wachsthumsvertheilung von Nägeli[12]) für 2 Algen, dann von Askenasy[13]) für Algen und Phanerogamen ermittelt.

---

1) Linnaea 1847, Bd. 19, p. 474, 557.

2) Warnemingen over d. plantenstengel, 1867. Abdruck aus Verslagen en Mededeelingen d. Koninkligke Akad. van Wetenschappen 26. Jan. 1867. Vgl. das Referat bei Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts, Bd. I, p. 190.

3) Wärme u. Pflanzenwachsthum, 1870. (Dissertation.)

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 344; Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1874, Bd. I, p. 102.

5) Linnaea 1837, Bd. 11, p. 615.

6) Botan. Unters. 1854, p. 159.

7) Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 96.

8) Beiträge z. Pflanzenphysiol. 1868, p. 34.

9) Bot. Ztg. 1869, p. 387; 1871, p. 727.

10) Beiträge z. Biologie d. Pflanzen von Cohn 1872, Bd. I, 2, p. 3.

11) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 414, 590.

12) Pflanzenphys. Unters. 1855, Bd. I, p. 60.

13) Neue Methode, um d. Vertheilung d. Wachsthumsintensität zu bestimmen, Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins z. Heidelberg 1878, N. F., II, Bd. 2, p. 5.

Aus den Ergebnissen der p. 71 citirten Arbeiten tritt gleichfalls z. Th. die grosse Periode hervor, die indess in den Arbeiten älteren Datums nicht bestimmt erkannt oder hervorgehoben ist.

Grosse Periode von Pflanzentheilen. Zur Veranschaulichung des Verlaufs der grossen Periode theile ich hier die Resultate eines von Strehl[1]) mit Lupinus albus angestellten Versuches mit. Nachdem die Samen gekeimt und die Wurzel, resp. das hypocotyle Glied die in der obersten Horizontalreihe (14.—18. Oct.) verzeichnete Länge erreicht hatten, wurden die Pflanzen in Wasser cultivirt, und zwar je 46 Pflanzen am Licht und im Dunklen gehalten. Die Verticalcolumnen geben weiterhin den aus den Messungen als Mittel gezogenen Zuwachs in 24 Stunden für eine Pflanze an und zwar für die Wurzel und für das hypocotyle Glied. In der untersten Horizontalreihe ist die mittlere Länge der bezüglichen Organe am Schluss des Versuches verzeichnet.

Datum	Wurzel		Hypocotyles Glied		Temperatur
	Licht mm	Dunkel mm	Licht mm	Dunkel mm	°C.
Oct. 14—18	10,5	17,1	7,6	8,5	
18—19	5,8	6,9	0,6	0,8	14,6
20	7,0	7,1	0,8	0,9	17,4
21	9,2	9,8	0,7	1,1	15,4
22	9,7	11,5	1,0	1,2	16,8
23	16,5	19,2	1,5	3,5	16,8
24	**19,2**	**20,0**	2,5	4,3	16,2
25	15,8	15,6	2,7	4,1	16,0
26	13,7	14,5	**3,3**	5,0	17,0
27	12,7	14,1	**3,3**	5,1	17,0
28	12,2	12,8	3,2	5,2	16,1
29	8,3	12,7	3,2	**6,5**	17,2
30	9,1	10,1	2,7	5,4	16,0
31	5,9	8,2	2,2	4,3	17,5
Nov. 1	2,5	6,0	1,2	3,7	17,8
2	2,5	4,1	1,0	2,8	16,6
3	0,8	1,6	0,5	1,8	16,2
4	0,2	0,8	0,0	0,6	17,0
5	0,0	0,2	0,0	0,2	16,8
6	0,0	0,1	0,0	0,0	16,2
7	0,0	0,0	0,0	0,0	17,6
Summa	161,8	192,7	37,9	65,0	

Weitere Zusammenstellungen sind in der angeführten Literatur und in Sachs' Lehrbuch, IV. Aufl., p. 789 zu finden. Stebler hat auch die grosse Periode des Blattwachsthums verfolgt. Ein Beispiel für eine in kurzer Zeit sich abwickelnde grosse Periode liefern die Versuche von Vines mit Phycomyces nitens[2]).

Die obige Tabelle zeigt, dass die Curve für das Wachsthum der Wurzel steiler aufsteigt und früher das Maximum erreicht, als die Wachsthumscurve des hypocotylen Gliedes. Diese bei Samenkeimung leicht ohne weiteres bemerkbare, vorauseilende Entwicklung der Wurzel ist übrigens für die Pflanze vortheilhaft, die so zunächst festen Fuss im Boden

1) Unters. über d. Längenwachsthum d. Wurzel 1874, p. 15 u. 21.
2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 136.

fasst[1]. Im Dunklen wird in dem obigen, wie in den meisten, jedoch nicht in allen Versuchen Strehl's das Maximum später erreicht. Dieses ist auch der Fall in einem von Sachs (Lehrbuch, IV. Aufl., p. 789) mit zwei Blüthenschäften von Fritillaria imperialis angestellten Experimente.

Den verschiedenen Verlauf der grossen Curve in ungleichnamigen Organen derselben Pflanze kann vielfach der Augenschein unmittelbar lehren. Ohne viele Beispiele zu nennen, erinnere ich daran, dass die frühzeitiger angelegten Blumenblätter sehr häufig zunächst von den Staubgefässen überholt werden, um weiterhin wieder ansehnlicher als diese zu wachsen, dass jugendliche Blätter in der Knospe den Scheitel des Stengels erheblich überragen, auch wenn das trennende Internodium endlich sehr ansehnliche Länge erreicht. Beispiele für längere Zeit sehr flach verlaufende, dann schnell steigende Curven sind gleichfalls aus den entwicklungsgeschichtlichen Erfahrungen vielfach zu nehmen. So wächst der Sporogoniumstiel der Lebermoose zunächst sehr langsam, erreicht z. B. nach Askenasy[2] bei Pellia epiphylla während einiger Monate 1—2 mm, wird aber dann in 3—4 Tagen bis 80 mm lang. Im § 25 (Bd. II) werden ferner Fälle genannt, in denen Knospen der Bäume, Zwiebeln u. s. w. längere Zeit in Ruhe oder fast in Ruhe verharren, auch wenn die Umgebung geeignete Entwicklungsbedingungen bietet.

Die Vertheilung des Wachsthums in der Wurzel veranschaulicht Fig. 6, p. 70, in der die Marken ursprünglich äquidistant waren. Als Beleg führe ich hier ferner einen Versuch von Sachs[3] mit Faba vulgaris an, deren Wurzeln in Wasser sich befanden und von der Spitze (Zone I) ab beginnend durch Tuschstriche in Zonen von 1 mm getheilt waren. Die Zuwachse geben die Verlängerung dieser Zonen an. Die Wurzel war anfangs ungefähr 2 cm lang, Temperatur 18—19° C.

Wurzel von Faba vulgaris.

Nummer der Zonen	Zuwachse in den ersten 6 Stunden mm	Zuwachse in den folgenden 17 Stunden mm
X	0,0	0,0
IX	0,2	0,1
VIII	0,2	0,4
VII	0,3	0,4
VI	0,5	0,5
V	**0,8**	1,2
IV	**0,8**	3,2
III	0,5	5,5
II	0,3	**7,7**
I	0,0	1,0

Weiter theile ich hier mit ein von Sachs[4] mit einer Luftwurzel von Philodendron Selloum angestelltes Experiment. Die 90 cm lange kräftige Luftwurzel wurde von der Spitze (I) aus in 5 mm lange Zonen getheilt und im Dunklen in feuchter Luft wachsen gelassen. Temperatur 17,5—22,0° C. (s. umstehende Tabelle).

Zur Charakteristik des basipetalen Wachsthums in einer intercalaren Zone führe ich nach Stebler[5] die Zuwachsbewegung in einem Blatte von Allium cepa an, das relativ früh an der Spitze sein Wachsthum einstellt. Auf das durch Entfernung der umgebenden Blätter freigelegte Blatt waren, von der Insertionsstelle ab mit I beginnende Tuschmarken in einem Abstand von 2,5 mm aufgetragen. Die Zuwachse dieser wurden dann in Intervallen von 24 Stunden vom 8. bis 23. März gemessen. In der umstehenden Tabelle sind nur

1) Ueber Gewichtsverhältniss zwischen Wurzel und oberirdischen Pflanzentheilen vgl. u. a. F. Haberlandt, Botan. Jahresb. 1875, p. 924.

2) Bot. Ztg. 1874, p. 237.

3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 424.

4) L. c., p. 594.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, Bd. 11, p. 57.

Luftwurzel von Philodendron Selloum.

Nummer der Zonen	Zuwachse in je 24 Stunden am 1. Tag mm	am 2. Tag mm	am 3. Tag mm
X	0,0	0,0	0,0
IX	0,3	0,0	0,0
VIII	0,4	0,2	0,0
VII	1,0	0,5	0,0
VI	1,2	1,3	0,5
V	**2,0**	2,0	2,5
IV	1,7	2,8	3,5
III	1,0	**3,0**	**5,0**
II	1,0	2,0	3,5
I	0,8	1,2	2,0
Gesammtzuwachs	9,4	13,0	17,0

einzelne Messungen und ausserdem die Summen der Partialzuwachse für jede Zone verzeichnet. In Zone III geht die Scheide in die Lamina über. Die Temperatur schwankte zwischen 19—21° C., die Pflanze befand sich am Licht.

Blatt von Allium cepa.

Nummer der Zonen		Zuwachse in je 24 Stunden 8.—9. März mm	9.—10. März mm	17.—18. März mm	22.—23. März mm	Summa der Partialzuwachse vom 7.—23. März mm
Scheide	I	0,1	0,3	0,0	0,0	7,9
	II	0,1	**0,4**	2,9	0,0	26,4
Lamina	III	0,1	0,2	2,9	**0,2**	25,1
	IV	**0,4**	0,4	**5,1**	0,1	48,1
	V	**0,4**	**0,5**	3,0	0,0	30,1
	VI	0,2	0,3	2,1	0,0	19,0
	VII	0,2	0,3	1,6	0,0	16,7
	VIII	0,2	0,2	0,7	0,0	10,4
	IX	0,1	0,1	0,0	0,0	1,4
Summa der Zuwachse		1,8	2,7	18,3	0,3	185,1

Zahlreiche Belege, in denen die Zuwachsbewegung auf solche Weise ermittelt wurde, bieten die in diesem Paragraph citirten Arbeiten. Ausserdem nenne ich noch J. Schmitz[1]), der eine Anzahl derartiger Beobachtungen an einigen Pilzen (Hypoxylon, Rhizomorpha, Thelephora) anstellte.

Durch solche Markirungen wird natürlich die thatsächliche Lage der grössten Wachsthumsschnelligkeit nur dann annähernd genau aufgefunden, wenn die Messung nach kürzerem Zeitintervall vorgenommen wird und übrigens die Marken nicht weit von einander entfernt sind. Denn nicht alle Querschnitte einer 1 mm langen Zone wachsen gleichmässig und haben zudem eine veränderliche Wachsthumsschnelligkeit. So fällt in der auf Vicia faba bezüglichen Tabelle gemäss den nach 6 Stunden vorgenommenen Messungen die grösste Wachsthumsschnelligkeit in die Zonen IV und V, wird aber in der Zone II gefunden, wenn die Zuwachse in 23 Stunden zu Grunde gelegt werden. In dieser Zeit hat eben die der Zone II zugehörige Partie ihr Wachsthum allmählich gesteigert, während sie von dem Vegeta-

1) Linnaea 1843, Bd. 17, p. 457, 493, 512.

tionspunkt durch das Wachsthum in Zone I entfernt wurde, und jedes einzelne Zuwachselement in Zone I wird in der Folge einmal die Region grösster Wachsthumsschnelligkeit einnehmen, die dauernd sich in annähernd gleicher Entfernung vom Vegetationspunkt hält[1]. In den Tabellen sind nur die direct gefundenen Zuwachse verzeichnet, welche natürlich mit der auf 1 mm als Einheit bezogenen mittleren Wachsthumsschnelligkeit dann nicht übereinstimmen, wenn die Marken eine andere Distanz hatten. So würde z. B., da in 5 mm lange Zonen getheilt war, die mittlere Wachsthumsschnelligkeit während der ersten 24 Stunden für Zone V an der Luftwurzel von Philodendron 0,4 mm sein, und da diese Zone nach 48 Stunden 9 mm lang geworden war, am 3. Tage $\frac{2,5}{9} = 0,278$ mm betragen, also hinter der ursprünglichen Wachsthumsgeschwindigkeit zurückbleiben, obgleich die für die länger gewordene Zone gemessenen Zuwachse ansehnlicher ausfielen. In den obigen Tabellen sind nur die wirklich gemessenen Zuwachse mitgetheilt, und die fettgedruckten Zahlen geben nur für diese das Maximum an, während die grösste Wachsthumsschnelligkeit für die folgenden Beobachtungszeiten auf eine andere Zone fallen kann. Die Umrechnung habe ich indess absichtlich unterlassen, da ja die ersten, auf äquidistante Marken als Ausgangspunkt bezogenen Zuwachse die Vertheilung der Zuwachsbewegung in den Objecten kennzeichnen.

Die wachsende Zone ist nach obigen Tabellen in der Wurzel von Faba 9 mm, in der von Philodendron 45 mm lang. Von der individuellen Veränderlichkeit der Länge der wachsenden Region und der Lage der maximalen Zuwachsbewegung geben u. a. die Beobachtungen von Sachs (l. c., p. 593) an den Luftwurzeln von Monstera deliciosa Kenntniss. In zwei Fällen wurde z. B. die Wachsthumszone 70 mm, resp. 30 mm lang gefunden, während die ansehnlichste Wachsthumsschnelligkeit 25 mm, resp. 20 mm hinter der Wurzelspitze lag, im ersten Falle also vor, im zweiten Falle hinter die Mitte der wachsenden Region fiel. Die letzte obiger Tabellen lässt aus den Zuwachswerthen immerhin soviel herauslesen, dass die Wachsthumszone allmählich eingeschränkt wird, und Wachsthum vor dem Erlöschen dieses nur in einer oberhalb der Scheide liegenden Region bemerklich ist. Zwischen dem 9.—10. März machen sich in diesem Blatt zwei Wachsthumsmaxima bemerklich. Ueber die häufigere Ausbildung solcher in Internodien wurde oben geredet, hier sei noch bemerkt, dass während der undulirenden Nutation in den beiden entgegengesetzten Krümmungsbogen je ein Wachsthumsmaximum sich einfindet, nach Geradestreckung des Internodiums aber wieder nur ein Wachsthumsmaximum besteht[2]. Ferner dürften nach Hofmeister[3] die Gliederzellen der in der ganzen Länge ihres Fadens wachsenden Spirogyra princeps an ihren beiden Enden weniger wachsen, als in einer freilich breiten mittleren Region, da in dieser die Zellwandung weniger stark doppeltbrechend auf Licht wirkt, also die Beschaffenheit jüngerer Zellwandung bewahrt. Für Pterothamnion wurde aus anderen und sichereren Anhaltspunkten, wie schon mitgetheilt, von Nägeli eine ungleiche Vertheilung der Wachsthumsschnelligkeit in den Gliedzellen erschlossen.

In dem Aufbau der Pflanze gegebene Marken können überhaupt ausgedehnter, als bisher geschehen, zur Beurtheilung der Zuwachsbewegung benutzt werden. In der einzelligen Caulerpa bilden u. a. die Ansatzstellen der den Zellraum durchziehenden Balken brauchbare Marken, die in gewissen Rhizoiden von Marchantiaceen in den nach dem Innenraum vorspringenden Protuberanzen gegeben sind. Auch demonstrirten Nägeli und Schwendener[4] aus der Lage der Streifungen die intercalare Wachsthumszone in der Zellwand von Rhabdonema adriaticum, welche ihrer Kleinheit halber das Anbringen künstlicher Marken nicht gestattet. Die Benutzung natürlicher Marken gewährt u. a. auch den Vortheil, bis in

1) Wird der Vegetationspunkt entfernt, so durchlaufen die unverletzten Internodien nach Harting (Warnemingen over d. groi d. planten 1842, p. 7, Separatabz. aus Tijdschr. v. Nat. Gesch. en Physiol., Bd. 9) wesentlich ihren normalen Entwicklungsgang. Analoges fand Sachs (l. c., p. 433) für die noch wachsenden Regionen der Wurzel nach Entfernung der Spitze dieser.

2) Wiesner, Die undulirende Nutation der Internodien 1878, p. 30 u. 34. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 72, Abth. I. (Vgl. II, § 44.)

3) Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg 1874, Jahrg. 30, p. 219.

4) Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 545.

die Knospe hinein, ohne eine zuvorige Verletzung dieser, in der p. 69 erörterten Weise den Wachsthumsvorgang der Internodien beurtheilen zu können. Auf die Grösse der eben gebildeten Segmente und ihre fernere Zunahme gründen sich, soweit sich aus der vorläufigen Mittheilung entnehmen lässt, die Erwägungen Westermaier's[1]), nach denen bei Dictyota, Hypoglossum, Metzgeria, Salvinia, Equisetum, Selaginella das Maximum der Volumzunahme entweder in der Scheitelzelle selbst oder in den jüngsten Segmenten liegt. Früher ist übrigens schon erwähnt, dass in concreten Fällen, wie bei Sphacelaria, alle Zuwachsbewegung in die Scheitelzelle fällt.

Wachsthumsgeschwindigkeit.

§ 18. Die Gesammtverlängerung eines Organes, somit auch die Schnelligkeit, mit der die als Vegetationspunct thätige oder die schon ausgewachsene Spitze eines Pflanzentheils im Raum fortrückt, ergibt sich als Resultante aus den Zuwachsbewegungen in den einzelnen Zonen und ist, ausser von der Wachsthumsschnelligkeit in diesen, von der Länge der wachsenden Region abhängig. Lage und Wachsthumsvertheilung in der wachsenden Region ist natürlich aus dem Gesammtzuwachs nicht zu entnehmen, der, bezogen auf die Länge der wachsenden Region, im Allgemeinen eine geringere mittlere Wachsthumsschnelligkeit liefern muss, als sie den am schnellsten wachsenden Zonen zukommt. Die hinsichtlich des Gesammtzuwachses weitgehenden spezifischen Unterschiede lehrt schon die Erfahrung, dass einige Pflanzen nur sehr langsam, andere sehr schnell sich vergrössern; einige extreme Beispiele sind unten mitgetheilt.

Abgesehen von den täglichen und jährlichen Hebungen und Senkungen der Zuwachsbewegung, die weiterhin in ihrer Beziehung zur Aussenwelt geschildert werden (§ 23—25), rückt die Spitze nicht gleichförmig, sondern bald langsamer, bald schneller fort, und beschreibt dabei, auch wenn der Pflanzentheil selbst gerade ausfällt, eine mehr oder weniger wellige oder schraubenförmige Linie im Raume. So wenigstens ist es sicher bei vielen Pflanzen, und die bisherigen Beobachtungen gestatten nicht, ein gänzliches Fehlen der Nutationen (der die Spitze von der geraden Bahn ablenkenden Bewegung) oder der anderen Wachsthumsoscillationen zu behaupten. Freilich bestehen auch hier weitgehende spezifische Differenzen, und während die Nutationen einiger Pflanzen sehr auffallende oder in einem schnellen Tempo sich abwickelnde sind, spielen sich bei anderen Pflanzen nur langsame oder nur durch verfeinerte Beobachtungsmethoden bemerkbare Nutationen ab. Auf die Verbreitung dieser Nutationen werden wir erst weiterhin (II, § 43) zu sprechen kommen, um hier nur die in kürzeren Intervallen sich vollziehenden Hebungen und Senkungen des Wachsens zu besprechen, welche freilich immer in den in Folge ungleichmässigen Wachsthums nutirenden Pflanzen thätig sind, übrigens auch ohne auffallende Nutation zu Stande kommen.

Fassen wir nur das Fortrücken der Spitze eines Pflanzentheils im Raume ins Auge, so sind zwar die bisherigen Beobachtungen nicht geeignet, ganz ge-

---

1) Verhandl. d. Brandenburger Bot. Vereins, Frühjahrsversammlung 1880. Vgl. auch Nägeli u. Leitgeb, Entstehung und Wachsthum d. Wurzeln, in Nägeli's Beiträgen z. wiss. Bot. 1868, Heft 4, p. 92; Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, p. 92.

naue Auskunft über Ausdehnung und Zeitdauer dieser von äusseren Verhältnissen unabhängigen, also autonomen oder spontanen Wachsthumsoscillationen[1]) zu geben, immerhin genügend, um ihre Existenz zu kennzeichnen. Die Dauer einer Hebung und Senkung umfasst augenscheinlich bei einigen Pflanzen einen Zeitraum von ein oder einigen Stunden, geht aber bei anderen Pflanzen auf 1/4 Stunde und wohl noch viel kürzere Zeit zurück. Uebrigens scheinen die an derselben Pflanze aufeinanderfolgenden Oscillationen ungleiche Zeitdauer und Amplitude haben zu können, und vielleicht setzt sich eine jede Welle der Curve wieder aus kleineren Oscillationen zusammen, welche die bisherigen Beobachtungen nicht mit Sicherheit anzeigen. Dass solche von dem Wechsel äusserer Verhältnisse unabhängige Oscillationen bestehen, ergibt sich aus der Fortdauer dieser unter constanten äusseren Bedingungen. Auch sind die durch Wachsthumsschwankungen erzielten Nutationen autonomen Ursprungs.

Für manche Fälle ist auch bekannt, dass die Curve der Wachsthumsschnelligkeit für ein bestimmtes Zuwachselement autonome Hebungen und Senkungen besitzt, ja wahrscheinlich ist dieses sogar der normale Wachsthumsverlauf für jede einzelne, noch so niedrig gewählte Querplatte eines Pflanzentheils. So muss es übrigens nicht nothwendig sein, wenn die Spitze abwechselnd beschleunigt oder verlangsamt fortrückt, da ein solcher Gang auch dann möglich ist, wenn jedes einzelne Zuwachselement eine grosse Curve ohne secundäre Maxima und Minima durchläuft. Denn wenn, wie sehr gewöhnlich im Stengel, die grossen Curven der successiv gebildeten Zuwachselemente einen verschiedenen Verlauf nehmen, kann natürlich als Resultante die Schnelligkeit variiren, mit welcher die Spitze des Stengels fortgestossen wird. In wie weit aus diesem Umstand Oscillationen der Zuwachsbewegung entspringen, ist bis dahin nicht näher untersucht, und ebenso wurde in gegebenen Fällen nicht näher ermittelt, welchen Einfluss etwa die von umhüllenden und umscheidenden Blättern ausgehenden mechanischen Hemmungen hatten.

Die letztgenannten Hemmungen fallen indess bei Wurzeln weg, welche nach eigenen Erfahrungen gleichfalls eine auf- und absteigende Curve liefern, sowohl für das Fortrücken der Spitze als für den viertelstündig gemessenen Zuwachs einer 1 mm langen, in der schnellst wachsenden Region gelegenen Zone. Evident ist ferner das Auf- und Abwallen der Zuwachsbewegung in den ruckweise sich verlängernden Fäden von Oedogonium. Weiter erfordert es ja nothwendig Variationen der Wachsthumsschnelligkeit in Zonen der wachsenden Region, um die durch Wachsthum erzeugten Nutationen zu erzielen, und mit der Verbreitung dieser in Stengeln, Wurzeln u. s. w. ist auch die Verbreitung einer wechselnden Wachsthumsschnelligkeit in einzelnen Querzonen erwiesen.

Als einen schönen Beleg für das Auf- und Abwallen der Zuwachsbewegung theile ich hier von Hofmeister[2]) an Spirogyra princeps angestellte Messungen mit. In den Gliedzellen dieser lebhaft nutirenden und dabei ihre Fäden weit einkrümmenden Alge schreitet das Wachsthum längere Zeit, bis stundenlang, nur sehr langsam fort, bis dann während einiger Minuten ein sehr rasches Wachsthum Platz greift, welches eine Gliedzelle in der Minute um 0,012 mm bis 0,018 mm, d. h. um 7—7 1/2 Proc. ihrer eigenen Länge vergrössern kann.

1) Von Sachs (Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. I, p. 123) stossweise Aenderungen des Wachsthums genannt.

2) Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturkunde in Württemberg 1874, Jahrg. 30, p. 222.

Die Messungen wurden bei 250facher Vergrösserung angestellt, wobei ein Scalentheil des Schraubenmikrometers 0,00279 mm, der wahrscheinliche Messungsfehler $^2/_{10}$ eines Scalentheils betrug. Nachstehend ist in abgekürzter Form einer der Hofmeister'schen Versuche (Vers. I, p. 222) mitgetheilt, in welchem das Endzellenpaar eines Fadens gemessen wurde. Angegeben sind die direct abgelesenen Scalentheile und die in diesen ausgedrückten mittleren Zuwachse für 1 Minute des zwischen 2 Ablesungen verflossenen Zeitraums.

Zeit	Abgelesene Scalentheile	Zuwachs pr. 1 Minute
9 U. 28′	85,8	
- 31′	87,0	**+ 0,4**
- 43′	90,0	+ 0,25
10 U. 5′	90,2	+ 0,09
- 10′	90,7	+ 0,1
- 12′	92,0	**+ 0,65**
- 13′	91,8	— 0,2
11 U. —′	93,7	+ 0,04
- 10′	93,8	+ 0,01
- 15′	94,4	+ 0,12
- 25′	96,0	**+ 0,32**
- 30′	96,1	+ 0,02

Eine zwar noch nicht direct gemessene, aber jedenfalls ansehnliche zeitweise Beschleunigung des Wachsthums erfahren offenbar die sich theilenden Zellen von Oedogonium. In diesen wird bekanntlich ein Zellstoffring angelegt, dann reisst die Mutterzellwand und durch Dehnung jenes wird ein cylindrisches Wandungsstück von erheblicher Länge eingeschaltet. Da aber diese Dehnung sehr schnell von statten geht, in günstigen Fällen in einer oder in wenigen Minuten zum grössten Theil vollendet ist, so muss jedenfalls eine bedeutende Beschleunigung des Wachsthums der bezüglichen Zelle stattfinden, die zuvor augenscheinlich nur sehr langsam, vielleicht kaum an Länge zunahm. Diese Pausen langsamen Wachsthums werden immerhin einige Zeit umfassen, da nach Hofmeister[1]) bei warmem Wetter vom ersten Sichtbarwerden des Zellstoffringes bis zu dessen Dehnung 2 Stunden vergehen. Bei Messung des Zuwachses eines vielzelligen Fadens müssen natürlich Wachsthumsbeschleunigungen in kürzeren Intervallen auftreten. Dass diese aus inneren Ursachen entspringen, ist klar, und auch bei Spirogyra ist es gewiss nicht anders, obgleich aus Hofmeister'schen Mittheilungen nicht zu entnehmen ist, ob alle Sorgfalt auf vollkommene Constanz der äusseren Bedingungen verwandt wurde.

Als ich an einer Wurzel von Vicia faba in der schnellst wachsenden Region eine annähernd 1 mm lange Zone in $^1/_2$stündigen Intervallen auf ihre Wachsthumsschnelligkeit prüfte, fand ich im Maximum bis zu 7 Proc. steigende Abweichungen von der mittleren Wachsthumsschnelligkeit der bezüglichen Zone, die ungefähr 0,2 mm pro Stunde betrug. Die Wurzel befand sich dabei vertical stehend in Wasser, dessen Temperatur durchaus constant blieb. Die Ablesungen geschahen mikrometrisch an 2 Kanten der aufgetragenen Tuschmarken mit einem horizontal gestellten Mikroskop und gestatteten eine Genauigkeit bis zu $^1/_{100}$ mm. Bei Bestimmungen des Gesammtzuwachses ergaben sich gleichfalls nicht unerhebliche Hebungen und Senkungen der Wachsthumsschnelligkeit[2]).

Auf den Gesammtzuwachs an Stengeln, Blüthenschäften u. s. w. beziehen sich auch die Untersuchungen von Sachs[3]) und Reinke[4]), aus denen gleichfalls hervorgeht, dass auto-

1) Pflanzenzelle 1867, p. 102. — Ueber den Vorgang vgl. auch Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 193.

2) Solche fand auch Askenasy, Flora 1873, p. 228. Vgl. auch Strehl, Unters. über das Längenwachsthum d. Wurzel 1874, p. 43.

3) Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1872, Bd. I, p. 103.

4) Unters. über d. Wachsthumsgeschwindigkeit, Separatabz. aus Verhandl. d. bot. Vereins für Brandenburg 1872, Bd. 14; Bot. Ztg. 1876, p. 122.

nome Oscillationen des Wachsthums bestehen. Jedenfalls treten solche bei $^1/_4$—$^1/_2$stündigen Beobachtungen hervor, während es zweifelhaft bleiben muss, ob die Hebungen und Senkungen innerhalb weniger Minuten, welche Reinke annimmt, nicht durch Fehler der Beobachtungsmethode erzielt sind. Jedenfalls bieten die Experimente Reinke's keine Garantie, dass geringe Nutationen, Ausdehnung der Drähte, mit denen die Pflanze an die Apparate gekuppelt war, u. s. w., nicht die Ursache kleiner Schwankungen wurden. — Uebrigens finden sich die autonomen Oscillationen an den im Licht und im Dunklen cultivirten Pflanzen, und begreiflicher Weise haben die in verschiedenen Pflanzen gleichzeitig stattfindenden Schwankungen keinen gleichsinnigen Verlauf, wie es für die durch den Wechsel äusserer Verhältnisse veranlassten Wachsthumsveränderungen der Fall sein würde.

Voraussichtlich sind auch die von Caspary[1]) an den Blättern von Victoria regia beobachteten, sich in kürzeren Intervallen wiederholenden Wachsthumsschwankungen theilweise autonome Oscillationen, doch fehlt der exacte Beweis für Unabhängigkeit von äusseren Verhältnissen. Das gilt auch für die Beobachtungen Pfitzer's[2]) an Ancylistes Closterii, in denen die Reibung an Objectträger und Deckglas ein influirender Factor gewesen sein kann. Thatsächlich fand Pfitzer schon innerhalb einiger Minuten die Schnelligkeit variirend, mit der die Hyphenspitze dieses Pilzes im Gesichtsfeld des Mikroskopes fortrückte.

Der Verlauf der autonomen Oscillationen kürzerer Dauer wird kaum durch die bisherigen Beobachtungen exact gekennzeichnet. Uebrigens scheinen an Stengeln, auch nach Hofmeister's Beobachtungen an Spirogyra, die unmittelbar aufeinanderfolgenden Schwankungen nach Zeitdauer und Amplitude wesentlich verschieden sein zu können.

Der Anstoss zu diesen autonomen Oscillationen geht von inneren unbekannten Ursachen aus, und offenbar werden mit den verschiedenen mechanischen Mitteln Schwankungen erzielt, die einen Einfluss auf das Wachsthum haben. Eine Zerreissung der relativ resistenten Zellhaut, wie sie bei Oedogonium zu Stande kommt, ist u. a. bei Spirogyra nicht bemerklich, übrigens mögen in Gewebecomplexen gleichfalls plötzliche Ausgleichungen von Spannungen zuweilen wirksam sein. Ausserdem ist bekannt, dass ohne Wachsthum und in vorübergehender Weise in Bewegungsgelenken die Dehnkräfte variiren, durch solche Oscillationen aber würden in wachsenden Organen gleichfalls Hebungen, resp. Senkungen der Zuwachsbewegung erzeugt werden.

Grösse der Zuwachsbewegung. Als Beispiel schnellen Wachsthums sei hier erwähnt, dass der Stengel von Bambusa arundinacea in Kew während 24 Stunden sich um 0,609—0,913 m (= 2′—3′ engl.), also pro Minute, wenn wir den grössten Zuwachs berücksichtigen, um 0,643 mm sich verlängerte. Auch von anderen Bambusa-Arten werden schnelle Verlängerungen berichtet. Nach Wallich nahm z. B. Bambusa gigantea in ihrer Heimath in 31 Tagen um 7,85 m (309″ engl.) zu[3]). Sehr schnell vergrössert sich auch das Blatt von Victoria regia, das nach Caspary[4]) in 24 Stunden um 308,3 mm in die Länge und um 367 mm in die Breite wuchs (also pro Minute Breitenzuwachs = 0,255 mm). Der Gesammtzuwachs vollzieht sich aber hier in einer relativ langen wachsenden Region und die Wachsthumsschnelligkeit ist deshalb für nicht wenige kleinere Pflanzen ansehnlicher. So für Coprinus stercorarius, dessen Stiel während seiner lebhaftesten Streckung nach Brefeld[5]) pro Stunde um $^1/_2$ Zoll (Pariser? = 13,5 mm), also pro Minute um 0,225 mm sich verlängerte, ferner für Ancylistes Closterii, dessen Hyphenspitze Pfitzer (l. c.) im Maximum um 0,1 mm pro Minute fortrückend fand. Auch in diesen Fällen ist die Länge der wachsenden Zone und damit die mittlere Wachsthumsschnelligkeit nicht bestimmt. Die grösste Wachsthumsschnelligkeit wurde bisher von Askenasy[6]) für die Staubfäden von Triticum und Secale beobachtet, welche, zwischen den Spelzen eingeklemmt, am Wachsthum gehindert sind, und mit der Befreiung von diesem Hemmniss, d. h. mit Auseinanderweichen der Spelzen, sich nun sehr schnell verlängern, so dass sie in weniger als $^1/_2$ Stunde von 2—3 mm auf 12—15 mm heranwachsen. In der ersten Zeit dieses rapiden Wachsens hat u. a. Askenasy innerhalb 2 Minuten eine Verlängerung eines Filaments von 4 mm auf 7 mm, also pro Minute

1) Flora 1856, p. 167. 2) Monatsber. d. Berlin. Akad. 1872, p. 384.
3) Diese u. a. Angaben bei Caspary, Flora 1856, p. 139. 4) L. c., p. 136.
5) Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 61.
6) Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1879, N. F., II, p. 264.

eine Verlängerung um 37,5 Procent gefunden. Ferner ist die Wachsthumsgeschwindigkeit ansehnlich in den Phasen schnellsten Wachsthums bei Spirogyra, deren Gliedzellen pro Minute um 7—7½ Proc. ihrer Länge zunehmen (vgl. p. 81). In der schnellst wachsenden Region von Faba vulgaris fand u. a. Sachs[1] einmal eine zuvor 1 mm lange Zone in 6 Stunden auf 3,2 mm vergrössert, woraus sich die mittlere Wachsthumsschnelligkeit pro Minute zu 0,0061 mm berechnet.

Zumeist ist indess die Zuwachsbewegung geringer, und manche Pflanzen vergrössern sich bekanntlich nur sehr langsam. Unter den niederen Pflanzen zählen u. a. die meisten steinbewohnenden und rindenbewohnenden Flechten zu den sehr langsam wachsenden Pflanzen, über deren Vergrösserung einige Beobachtungen von C. F. W. Meyer[2] vorliegen. Weitere Beispiele für die Schnelligkeit der Zuwachsbewegung finden sich in den das Wachsthum behandelnden citirten Arbeiten. Ausserdem mag hier noch hinsichtlich des Wachsthums von Pilzen hingewiesen sein auf H. Hoffmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 323; Loew, Verhandl. d. zool.-bot. Ges. in Wien 1867, p. 634, u. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 474; J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 11, p. 457. Beobachtungen über die Verlängerung der Pollenschläuche finden sich bei Strasburger, Ueber Befruchtung und Zelltheilung 1877, p. 23.

Methoden der Zuwachsmessungen.

§ 19. Ansehnlichere Zuwachse kann man einfach durch Anlegen eines Maassstabes messen, während es zu Bestimmungen geringerer Verlängerungen der Vergrösserung durch Mikroskop, Fernrohr oder Hebel bedarf[3]. Da in dem letzteren Falle die Pflanze mit Fäden an den Apparat gekuppelt werden muss, und hierdurch, sowie durch das zur Spannung der Fäden nöthige Gewicht das Wachsthum beeinflusst werden kann[4], so wird oft mikroskopische Ablesung, auch wenn es sich um den Gesammtzuwachs handelt, den Vorzug verdienen. Diese ist zudem zum Verfolgen der Zuwachsbewegung in kleineren Objecten brauchbar, welche eine Befestigung mittelst eines Fadens nicht gestatten. Uebrigens kann der Verlauf des Wachsthums durch Beobachtung der Bewegung einer Marke sehr genau bestimmt werden, wenn man bei zitterfreier Aufstellung die Spitze einer Wurzel, eines Pilzfadens oder eine in der Nähe des Vegetationspunctes eines Stengels angebrachte Tuschmarke fixirt und deren Fortrücken auf der Scala eines Ocularglasmikrometers bestimmt.

Bei Beobachtung vertical wachsender Pflanzentheile bedarf es eines horizontal gestellten Mikroskopes (oder Fernrohrs). Ich benutze hierzu ein nach Quincke's Angabe construirtes Mikroskop mit ansehnlichem Focalabstand des Objectivs, das in nachstehender Weise montirt ist[5]. Der Tubus des Mikroskopes (in Fig. 8) wird durch den Trieb (*t*) auf das zu beobachtende Object einge-

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 425.

2) Nebenstunden meiner Beschäftigungen im Gebiete der Pflanzenkunde 1825, p. 39.

3) Wenn man Glasmaassstäbe vor die Pflanze stellt und so die Entfernung zweier Marken mittelst Fernrohr bestimmt, können schon Zuwachse von $^1/_{10}$ mm sicher gemessen werden.

4) Vgl. II, p. 62.

5) Ein ähnlicher Apparat wurde auch bei Sachs benutzt, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 135. — Der optische Theil meines Instrumentes ist von Wappenhans in Berlin, die Montirung von Mechanikus Albrecht in Tübingen gefertigt. Die Messung geotropisch sich krümmender Objecte in horizontaler Lage, wie es von Askenasy (Flora 1873, p. 226) geschah, ist methodisch unvollkommen. Uebrigens sind mikrometrische Messungen zur Bestimmung der Zuwachsbewegung mehrfach schon in früherer Zeit ausgeführt.

stellt. Zur groben Verschiebung in verticaler Richtung dient die in der Hülse *h* bewegliche Säule *s*, während mit der Micrometerschraube *m* die feine Einstellung erzielt und das Object von neuem eingestellt wird, wenn es die Scala des Ocularmicrometers durchlaufen hat. Mit Hülfe dieser genau gleichförmig geschnittenen Schraube kann man zugleich, analog wie mit einem Kathetometer, grössere, das Gesichtsfeld überschreitende Distanzmarken messen. Bei meinem Instrument entspricht eine Umdrehung 0,792 mm, und auf der in 100 Theile getheilten Trommel können $1/2$ Theilstriche exact abgelesen werden. Die Horizontalstellung des Tubus wird durch die Stellschrauben *r* erreicht, und durch die Libelle *l* controlirt. Bringt man in der Säule ein nickendes Gelenk an, so lässt sich das Mikroskop auch senkrecht gegen horizontal stehende oder einen spitzen Winkel mit der Vertikalen bildende Objecte richten.

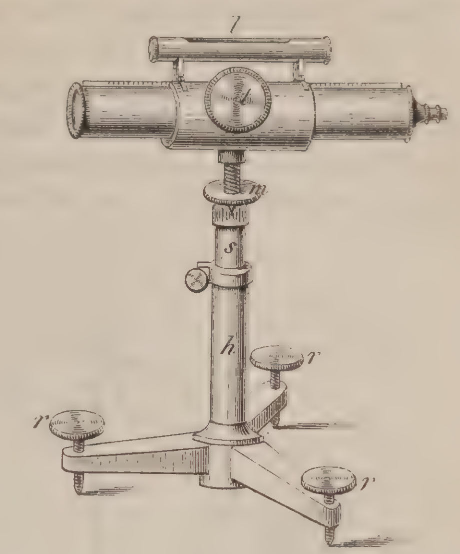


Fig. 8.

Die Hebelvergrösserung ist ausgedehnter zuerst von Sachs verwandt, und der von diesem »Zeiger am Bogen« genannte Apparat ist besonders auch zur Demonstration geeignet[1]. In Fig. 9 ist der an der Pflanze angekuppelte Faden *f* über die auf den Mittelpunct des Quadranten *q* centrirte Rolle *r* geführt, an welcher einerseits der Zeiger *z*, anderseits der Arm *a* befestigt ist, der durch eine Durchbrechung den Faden *f* zu führen erlaubt, und weiterhin die zum Aequilibriren des Zeigergewichtes, resp. zur Herstellung eines gewissen einseitigen Uebergewichts dienende verstellbare Kugel *k* trägt. Die beiderseitigen statischen Momente bleiben so-

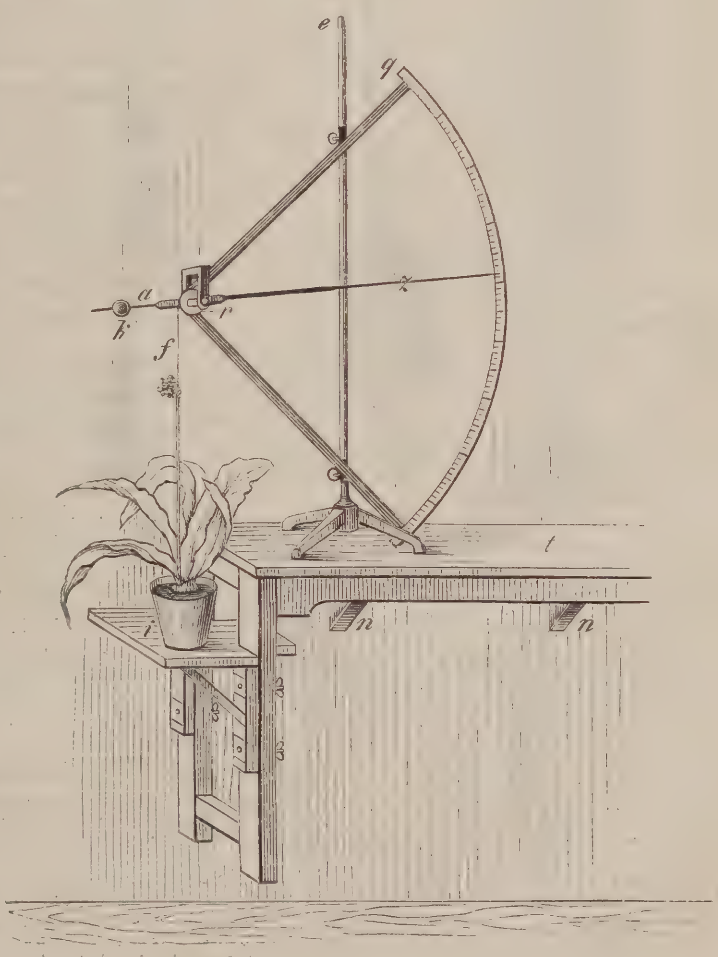


Fig. 9.

1) Lehrbuch 1870, II. Aufl., p. 632.

mit relativ unverändert, und der Fehler, welcher im Sachs'schen Apparat aus dem mit der Lagenänderung des Zeigers veränderlichen statischen Momente entspringt, ist dann ganz vermieden, wenn man den Zeiger vollkommen äquilibrirt und das einseitig gewünschte Uebergewicht durch einen entsprechend über die Rolle geführten, durch ein Gewicht gespannten Faden herstellt. Mit Verlängerung der Pflanze sinkt natürlich der aus einem sich verjüngenden Messingrohr gebildete Zeiger. Um einem Auditorium demonstrirbare Senkungen zu erreichen, benutze ich einen Quadranten mit 70 cm Radius, der bei kleiner Rolle (r in Fig. 9) eine ungefähr 43fache Vergrösserung des Zuwachses ergibt. Der Quadrant ist an schwerem Eisenstativ e verschiebbar, muss aber nothwendig zitterfrei, also auf einem aufgemauerten Pfeiler oder auf einem an einer massiven Wand angeschlagenen Consoltisch aufgestellt werden. Eine vortheilhafte Einrichtung letzterer Art, wie ich sie im Tübinger Institut anbrachte, versinnlicht die Fig. 9. Es ist hier ein Tisch t an der Wand mit sehr starken Trägern n befestigt, dessen nicht auf den Boden ragende Beine das verstellbare Tischchen i tragen. Letzteres dient zur Aufstellung grösserer Pflanzen, um so zu erreichen, dass der Zeigerapparat nicht in eine für den Beobachter unbequeme Höhe gerückt werden muss, wozu andernfalls eine zweite Rollentransmission, wie sie auch Sachs (l. c.) anwandte, nöthig sein würde. Bei den allerdings sehr massiven Wänden des Tübinger Instituts macht sich an dem so aufgestellten Apparate ein kräftiges Auftreten im Zimmer, ein Zuschlagen der Thüren und ein Fahren von Wagen auf der freilich nicht unmittelbar anstossenden Strasse im Gange des Zeigers nicht bemerklich.

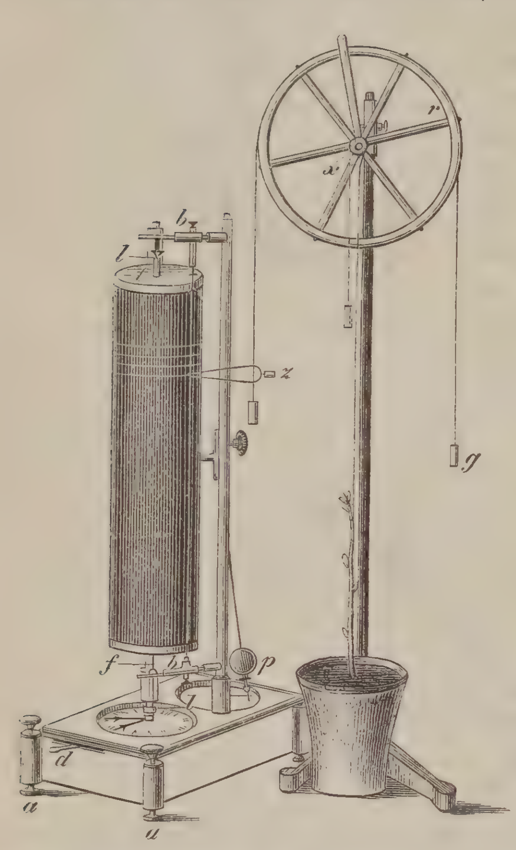


Fig. 10. a Stellschrauben zur Horizontalstellung des Kastens; d Hebel zum Aufziehen der Uhr.

Mit Hülfe dieses Zeigers am Bogen wurde von Sachs[1]) das Wachsthum auf einer mit berusstem Papier überzogenen, stündlich eine Umdrehung machenden Trommel registrirt. Vollkommener sind die späterhin von Wiesner[2]) und von Baranetzky[3]) verwandten Apparate, an denen die Vergrösserung durch eine Doppelrolle erzielt wird. In Fig. 10 gebe ich die Abbildung eines Instrumentes, das ich vor einigen Jahren anfertigen liess, und das sich zur Aufstellung auf jeden zitterfreien Tisch eignet. Der an die Pflanze gekuppelte Faden wird (wie in Fig. 9) über die kleine, mit dem grossen Rade r verkettete und auf gleichen

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. I, p. 113. Sachs nennt den Apparat »selbstregistrirendes Auxanometer«.

2) Flora 1876, p. 466.

3) Die tägliche Periodicität d. Längenwachsthums 1879, p. 21.

Mittelpunct genauest centrirte Rolle x geführt. Ein an dem grösseren Rad befestigter und um dieses geschlungener Faden trägt den in unserer Aufstellung mit dem Zuwachs sich senkenden Zeiger z, der durch ein an einem entgegengesetzt geschlungenen Faden befestigtes Gewicht g äquilibrirt wird. Die berusste Trommel t wird durch ein in einem schweren Eisenkasten l befindliches Federuhrwerk getrieben, dessen Regulation ein conisches Pendel p besorgt. Die 70 cm hohe Trommel erlaubt durch Umsetzungen der Führungsachse f eine centrale und eine excentrische Stellung, kann ausserdem mitsammt der Achse sehr leicht aus den Lagern (bei l) entfernt werden. Die Spitze des horizontalen, aus Messing gefertigten und nicht zu leichten Zeigers hat, wie die Figur zeigt, auf der Trommel zu schleifen, die in einer Stunde eine Umdrehung macht. Die Anpressung gegen die Trommel wird durch eine dem Faden gegebene Torsion erreicht, und wenn die excentrisch gestellte Trommel nur zeitweise gestreift werden soll, gleitet der Zeiger inzwischen auf der zwischen den verstellbaren Backen b ausgespannten Darmsaite. Der Apparat arbeitet bei zitterfreier und genau verticaler Aufstellung recht gut, und eine genaue Controle hat mir gezeigt, dass die Fehler so weit eingeengt sind, als es bei Registririnstrumenten überhaupt zu erwarten ist. In der hier abgebildeten Zusammenstellung liefert der Apparat eine 15fache Vergrösserung des Wachsens [1].

Sehr brauchbar sind offenbar auch die von Baranetzky (l. c.) angewandten Apparate, unter denen der eine die Trommel nicht constant, sondern ruckweise, alle Stunde einmal, um einen kleinen Bruchtheil ihres Umfanges fortbewegt. Der Zeiger wird hier somit abwechselnd verticale und horizontale Striche, also insgesammt eine Treppenfigur zeichnen. Die Verticalstriche geben den vergrösserten Zuwachs während 1 Stunde an, der bei den continuirlich sich drehenden Trommeln durch den verticalen Abstand je zweier Striche der beschriebenen Spirale gemessen wird.

Eine Kritik der Fehlerquellen kann hier nicht gegeben werden. Es fallen diese zum geringsten Theil in die Messapparate selbst, dagegen sind die Nutationen der Pflanze, die Volumänderung der Erde [2], die Längenänderung der angekuppelten Fäden u. s. w. sämmtlich Ursachen kleiner unvermeidlicher Fehler, die mit schwankender Temperatur, Feuchtigkeit u. s. w. sogar ansehnlich werden. Der hygroskopischen Eigenschaften halber empfiehlt es sich, nur für die über die Rolle laufenden Theile der Fäden Hanffaden oder Seidenfaden [3], ausserdem Platindrath zu nehmen. Bei schwächeren Vergrösserungen lassen sich diese Fehler auf unschädliche Grössen einengen, nicht so leicht, wenn die Vergrösserungen sehr gesteigert werden. Deshalb haben auch die Experimente

---

1) Die Temperatur wird gleichzeitig durch ein Wild'sches Registrirthermometer registrirt, das in seiner jetzigen, von Hasler gelieferten Form vortrefflich arbeitet. Uebrigens lässt sich die Temperaturschwankung in einem Zimmer unter Zuhülfenahme von Meidingeröfen, eventuell auch unter Verwendung eines durch Thermoregulator regulirten Gasöfchens, resp. durch Combination beider, auf enge Grenzen einschränken.

2) Mit Vortheil wendet man dieserhalb Wasserculturen an, die zudem eine unverrückbare Befestigung der Pflanze gestatten.

3) Da Hanffaden sich bei Aufnahme von hygroskopischem Wasser verkürzt, Seidenfaden sich verlängert, so kann man aus beiden Fäden construiren, die den bezüglichen Fehler ziemlich compensiren.

Reinke's[1]) wenig Bedeutung, in denen die Fehlergrenzen nicht kritisch behandelt sind und demgemäss nicht zu sagen ist, ob die bei sehr geringem absoluten Zuwachs bemerklichen Schwankungen in der Wachsthumsbewegung der Pflanze oder in der Methode liegen. Eine Schilderung der von Reinke angewandten Apparate, die übrigens alle eine Ankuppelung der Pflanze erforderten, unterlasse ich deshalb, da dieselben von den oben angegebenen Principien nur darin abweichen, dass die Drehungen einer Rolle durch in der Physik übliche Messungsmethoden stark vergrössert zur Beobachtung kommen.

Um die Vertheilung des Wachsens innerhalb der wachsenden Region zu ermitteln, setzt man am einfachsten mit feinem Marderpinsel Tuschstriche auf[2]). Die Entfernung dieser ist dann mit Maassstab oder mit horizontal oder vertical stehendem Mikroskop zu messen. In letzterem Falle müssen irgend welche scharfe Ecken oder Kanten als Distanzmarken eingehalten werden[3]). Dieses kann selbst bei sehr schnellem Wachsthum der die Marke tragenden Strecke mit grosser Genauigkeit, wenigstens für nicht zu ausgedehnte Zeit geschehen. Das Breiterwerden der Marken mit dem Wachsthum bringt übrigens bei einfachen Messungen mit Maassstab gewisse Fehler mit sich[4]). Wie auch mit Hülfe natürlich gegebener Marken, ferner durch Vergleich successiv gebildeter Internodien u. s. w. die Zuwachsbewegung ermittelt werden kann, wurde früher besprochen (p. 69 u. 78).

Handelt es sich darum, an gekrümmten oder während eines Versuchs sich krümmenden Organen Zuwachse zu messen, so kann dieses durch Anlegen von Papierstreifen, die eine Millimetertheilung haben, geschehen oder auch mittelst eines Kreisbogens, der in äquidistante Bogenstücke von bekannter Länge getheilt ist. Da jedesmal ein der vorhandenen Krümmung möglichst entsprechender Kreisbogen auszusuchen ist, kann man auf eine Glimmerplatte ein System concentrischer Kreise einritzen[5]). Auch lassen sich mit einigermaassen kräftigen Pflanzentheilen gute Messungsresultate erzielen, indem man ein leicht bewegliches Zählrad über die zu messende Strecke führt. Sind die Zuwachse einzelner Zonen zu bestimmen, so erhält man die genauesten Resultate mit mikrometrischer Messung, wobei die Distanzmarken so weit genähert sein müssen, dass der Bogen als gerade Linie betrachtet werden kann[6]). Die Bogenlänge aus der gemessenen Sehne und dem sinus versus zu berechnen, wie es Hofmeister[7]) that, ist eine der Regel nach keine Vortheile bietende Methode.

Um die Umfangänderung von Pflanzentheilen zu messen, ist von Hales (l. c. p. 74), Duhamel, Reinke[8]) ein um jene geschlungener Drath benutzt, der, wenn er auf der einen Seite gut befestigt wird, durch das Vorrücken oder Zu-

---

1) Bot. Ztg. 1876, p. 105. Vgl. Flora 1876, p. 108, 182, 329.

2) Im Princip verfuhr schon so Hales (Statik 1748, p. 186, 193). Ferner Duhamel (Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 36), Cotta (Naturbeob. üb. d. Bewegung d. Saftes 1806, p. 64) u. A. Das Markiren mit Hülfe eines Zahnrades, welches Grisebach (Archiv f. Naturgesch. 1843, Jahrg. IX, Bd. 1, p. 269) benutzte, ist für zartere Gewächse nicht anwendbar und liefert zudem etwas grobe Striche.

3) Vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 27 u. 167.

4) Vgl. darüber Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 421.

5) Sachs, l. c., p. 391.

6) Pfeffer, l. c.

7) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 250.

8) Bot. Ztg. 1876, p. 148 u. 114.

rückgehen des freien, durch ein Gewicht gespannten Endes die Umfangänderung angibt. Ferner sind Fühlhebel, Tastzirkel und Sphärometer in verschiedenen Modificationen zu Bestimmungen der Dicke eines Pflanzentheils verwendbar. Ebenso gestatten auf der Peripherie aufgetragene Distanzmarken eine mikrometrische Bestimmung der Umfangänderung[1]).

Dickenzuwachs.

§ 20. Hinsichtlich der senkrecht zur Längsachse gerichteten Zuwachsbewegung, die übrigens bisher weniger verfolgt wurde, gelten offenbar im Wesentlichen dieselben Gesichtspuncte wie für den Verlauf des Längenwachsthums. Die Existenz der grossen Periode ergibt sich ja unmittelbar aus Erfahrungen. Denn z. B. eine dem Holzkörper vom Cambium aus aggregirte Zelle, resp. ein Cylindermantel aus Zellen wächst nur eine gewisse Zeit, um weiterhin die gewonnene Mächtigkeit in den Jahresringen zu bewahren. Auch wirken bei dem Dickenwachsthum Druck- und Zugspannungen in analogem Sinne, wie im Längenwachsthum. Während des Dickenwachsthums erfährt die Zuwachsbewegung nach Reinke's[2]) Beobachtungen an Datura, in analogem Sinne wie das Längenwachsthum, in kurzen Intervallen Hebungen und Senkungen.

Bekanntlich findet häufig in einem Organe gleichzeitig Dicken- und Längenwachsthum statt, doch ist jenes nicht selten am ausgiebigsten thätig, wenn dieses verlangsamt oder ganz eingestellt wurde. Die Paraboloidform der sich verlängernden Zone der Wurzel, des Stammes, von Pterothamnion und anderen Algen lehrt sogleich, dass hier Dicken- und Längenwachsthum gleichzeitig thätig sind. Weiter ist aber bekannt, dass Internodien und Wurzeln von Bäumen u. s. w. erst nach vollendetem Längenwachsthum energisch in die Dicke wachsen[3]), zugleich zeigt u. a. das intercalare Wachsthum der gleichen Durchmesser bewahrenden Fäden von Spirogyra, dass Längenwachsthum ohne Dickenwachsthum verlaufen kann.

Eine gewisse Correlation in dem Sinne, dass ein gefördertes Längenwachsthum das Dickenwachsthum beeinträchtigt und umgekehrt, ist übrigens nicht zu verkennen. So fallen bei Lichtabschluss erzogene etiolirte Stengel oder Thallome von Marchantia u. s. w. länger, aber im Allgemeinen dünner (resp. schmäler) aus, und die Wurzeln vieler Pflanzen erfahren während des Dickenwachsthums eine erhebliche Verkürzung. Diese beginnt offenbar bald nach vollendetem Längenwachsthum, wie aus einigen Bemerkungen von Sachs[4]) hervorgeht, erreicht aber erst weiterhin ansehnliche Werthe, und scheint nach den Beobachtungen von de Vries mit dem Dickenwachsthum beschleunigt zu werden.

Diese Verkürzung kann recht ansehnlich ausfallen, denn sie erreichte bei der Rübe in 2—3 Wochen bis 10 Procent, beim Klee 10—25 Procent, als de

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 23.
2) Bot. Ztg. 1876, p. 153.
3) Vgl. Mohl, Bot. Ztg. 1844, p. 114.
4) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 419.

Vries[1]) die Hauptwurzeln junger Pflanzen mit 2 Marken versah und deren Entfernung wieder mass, nachdem die Objecte während der angegebenen Zeit in Wasser oder in Erde weiter cultivirt worden waren. Eine solche Verkürzung ist aber augenscheinlich weit verbreitet, denn sie ist jedenfalls die wesentliche Ursache, durch welche die Keimlinge vieler Pflanzen tiefer und nicht selten gänzlich in den Boden gezogen werden, ein für die Oeconomie der Pflanze als Befestigungsmittel, Schutzeinrichtung u. s. w. bedeutungsvoller Vorgang[2]).

De Vries hat nun auch gezeigt, dass diese Verkürzung in der That eine Folge des Wachsthums, nicht etwa eines durch Absterben von Geweben herbeigeführten Zusammenschrumpfens ist, und schon deshalb nicht sein kann, weil mit Aufhebung des Turgors oder mit Tödtung die Wurzeln sich verlängern. Schon früher (II, § 5 u. 8) ist mitgetheilt, dass die Cambialzellen der Wurzel nach vollendetem Längenwachsthum in der Längsrichtung der Wurzel negativ und dieserhalb Gefässbündel und Epidermis positiv gespannt sind, dass dieses eine Folge des Bestrebens der wachsthumsfähigen Zellen ist, sich radial auszudehnen, ihre Längsachse aber zu verkleinern. In diesem Sinne wachsen nun auch die Zellen, und die negative Spannung wird ansehnlich genug, um eine Compression des Gefässbündelcylinders sowie der Epidermis herbeizuführen. Jener wird deshalb häufig in der älteren Wurzel wellig hin und hergebogen[3]), während die Epidermis und die anstossenden, nicht wachsthumsfähigen Gewebe Periderm u. s. w.) durch Compression wellige Faltungen annehmen, die an manchen Wurzeln sehr bemerklich hervortreten[4]).

Bei Vorhandensein eines thätigen Cambiumringes werden bekanntlich von diesem aus, analog wie von dem Urmeristem, Zuwachselemente nach zwei Seiten hin, für das Holz und für die Rinde, abgegeben. Die dem Holz aggregirten Zelllagen dürften wohl im Allgemeinen nach 2 Jahren, sehr gewöhnlich aber in viel kürzerer Zeit ihre grosse Periode durchlaufen haben, dagegen dauert in der Rinde, welche durch die Ausbildung der Zuwachselemente passiv gedehnt wird, das Wachsthum zuweilen viel länger. So beginnt z. B. bei der Weisstanne die Borkebildung erst nach einer Reihe von Jahren, und bei der Mistel sterben Epidermis und Rindenparenchym überhaupt nicht ab, wachsen also während der ganzen Reihe von Jahren, in welcher der Stengel sich freilich nicht sehr ansehnlich verdickt. Immerhin fällt die hier nöthige Umfangserweiterung der peripherischen Gewebe nicht allein auf passive Dehnung, in der freilich eine wesentliche Ursache des Wachsens in tangentialer Richtung liegt, so wie umgekehrt auch der von der negativ gespannten Rinde ausgeübte Druck der Vergrösserung der Zuwachselemente frühzeitige Schranken setzt, wie noch näher in § 36 zu besprechen sein wird.

Da eine der Rinde aggregirte Cambialzelle (also ein Zuwachselement) zuerst auf dem Querschnitt in tangentialer Richtung einen grösseren Durchmesser, als in radialer Richtung zu haben pflegt, weiterhin aber zumeist in Richtung des Radius relativ an Durchmesser ge-

---

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 37; 1879, Bd. 8, p. 474; 1877, Bd. 6, p. 928.

2) Dieses Einziehen der Keimlinge in den Boden wurde zuerst von Tittmann (Flora 1819, Bd. 2, p. 653) beobachtet. Dass solches bei vielen, jedoch nicht bei allen Pflanzen vorkommt, hob dann C. Schimper hervor (cit. nach Winkler, Flora 1880, p. 342). Winkler (l. c. u. Verhandl. d. Brandenb. bot. Vereins 1874, Bd. 16, p. 16) stellte einige fernere Beobachtungen in dieser Richtung an. Vgl. auch Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 52.

3) De Vries, l. c., 1880, p. 40.

4) Letzteres wurde schon beobachtet von Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 233; desgl. von Irmisch, Beiträge z. vergl. Morphologie. Ueber einige Aroiden, Abhandl. d. naturf. Ges. in Halle 1872, Bd. 13, p. 11.

winnt, so muss das radial gerichtete Wachsthum verhältnissmässig überwiegen. Indess gilt dieses, wie insbesondere die parenchymatisch bleibenden Zellen lehren, nur für gewisse Zeit, denn weiterhin werden diese Zellen gewöhnlich wieder tangential gestreckt. Letzteres ist offenbar eine Folge des durch die bezügliche Dehnung gesteigerten tangentialen Wachsthums, während die radiale Zunahme der Regel nach durch Wachsthum erzielende Kräfte erzielt werden dürfte, welche in der Zelle selbst ihren Sitz haben und die fragliche Gestaltung herbeiführen, obgleich der radiale Druck der negativ gespannten Gewebe hemmend entgegentritt. In Folge des tangential gesteigerten Wachsthums erfolgen zeitweise in dazu senkrechter radialer Richtung Zelltheilungen, so dass einer Cambiumzelle nach Aussen hin zwei oder einige Zellen in den concentrischen Zuwachslagen entsprechen. Uebrigens kann ich hier auf die Anordnung der Zellen in der Rinde, sowie auf die Vertheilung der Zuwachsbewegung, so weit darüber Thatsächliches bekannt ist, nicht weiter eingehen und muss auf Nägeli[1]) und Detlefsen[2]) verweisen.

In Pflanzen, deren Markkanal sich erweitert, wie in den hohl werdenden Stengeln von Gräsern, Phytolacca, Humulus, muss natürlich im Holzkörper in tangentialer Richtung Zuwachs geschaffen werden. Auch dieses geschieht durch die in den bezüglichen Elementen des Holzkörpers entwickelten Bestrebungen, da ja gleichfalls die negativ gespannte Rinde dem entgegenwirkt und zugleich das Mark eben durch das Wachsthum passiv gedehnt und zerrissen wird (II, § 8). Harting[3]) hat auch gefunden, dass da, wo der Markkanal sich erweitert, Einschiebung neuer Zellen in tangentialer Richtung längere Zeit im Holzkörper fortdauert, während solche frühzeitig aufhört, wenn keine Erweiterung des Markkanals stattfindet.

Wachsthum und Zelltheilung.

§ 21. Einzellig bleibende Pflanzen, wie Caulerpa, Vaucheria, Mucor lehren sogleich, dass der spezifische Verlauf des Wachsens unabhängig von der Zelltheilung ist. Dagegen wird diese, wo sie Platz greift, durch ein vorausgegangenes Wachsthum in jedem Falle bedingt, denn ohne solches würde der Raum für fernere Fächerung durch Wände bald fehlen. Dabei kann dann Zelltheilung und Wachsthum zusammenfallen oder zeitlich getrennt verlaufen. Erst nach vollendetem Wachsthum, d. h. in den mit ihrer Bildung ausgewachsenen Segmenten beginnt die Zelltheilung u. a. in den Gliedzellen von Sphacelaria[4]), während in Pterothamnion, Callithamnion[5]) und in anderen Algen die ausgiebige Verlängerung der Segmente ohne Zelltheilung erfolgt. Gleiches bieten auch die zu ansehnlicher Länge heranwachsenden Internodien von Chara, während die kurz bleibenden Nodien dieser Pflanze in Zellen zerfallen.

Eine nähere Bestimmung, wie weit in bestimmten Phasen der grossen Periode das Wachsthum von Zelltheilungen begleitet ist, hat also nur für concrete Fälle Bedeutung und kann spezifisch different für einzelne Zuwachselemente, sowie für die in einem Zuwachselement sich ausbildenden Elementarorgane sein. Dass diese in den Geweben höherer Pflanzen ungleiche Länge erreichen, ist ja bekannt, ebenso dass die Milchzellen von Euphorbia u. s. w. sich überhaupt nicht während ihrer Verlängerung in Zellen theilen. Es ist deshalb auch nicht nöthig, hier näher auf diesen Gegenstand einzugehen, und

1) Beiträge z. wiss. Bot. 1868, Heft IV, p. 13.
2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 18.
3) Linnaea 1847, Bd. 19, p. 553.
4) Geyler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 486.
5) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 1, Taf. V—VII; Askenasy, Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1878, N. F., II, Bd. 2, p. 30.

es mag nur noch daran erinnert werden, dass in Stengeln, Blättern und Wurzeln der Blüthenpflanzen im Allgemeinen in der Zone maximaler Wachsthumsschnelligkeit Zelltheilung wohl noch nicht fehlt, indess viel weniger ausgiebig als in jüngeren Zonen und im langsamer wachsenden Vegetationspunct ist [1]. Zuweilen hat Zelltheilung schon aufgehört, wenn ein Zuwachselement das Maximum seiner Wachsthumsschnelligkeit erreicht, und allgemein pflegen die genannten Organe nach dem Erlöschen der Zelltheilung noch weitere Verlängerung zu erfahren. Eins der vielen Beispiele des allein durch Zellstreckung vermittelten lebhaften Wachsthums ist auch der Sporogoniumsstiel der Jungermannien, der u. a. bei Pellia in 3—4 Tagen von 2 mm auf 80 mm ohne eine Zelltheilung verlängert wird [2].

Wo Zelltheilung eintritt, pflegt diese im Allgemeinen sich einzustellen, nachdem die Zelle eine gewisse übrigens nicht unveränderliche Grösse erreichte, denn ein Blick auf einen Längsschnitt durch die Sprossspitze eines phanerogamischen Gewächses lehrt ja sogleich, wie mit der Entfernung vom Urmeristem die sich noch theilenden Zellen grösser werden. Warum nun eine Zelle sich früher oder später oder gar nicht theilt, vermögen wir nicht causal zu erklären. Uebrigens hat, ausser mit der Entwicklung veränderlicher Qualität, wie es scheint, auch die Schnelligkeit und Ausgiebigkeit des Wachsthums einigen Einfluss auf die Grösse, welche eine theilungsfähige Zelle vor ihrer Fächerung erfährt. Wenigstens füllt sich nach Pringsheim [3]) die Scheitelzelle von Cladostephus während der Winterruhe mit kleinzelligem Gewebe, und wenn z. B. bei Etiolement jedes Zuwachselement eines Stengels sich ansehnlicher verlängert, werden auch die Zellen länger als in der Lichtpflanze, obgleich zugleich die Zahl der Theilungen mit dem Wachsthum gesteigert wird (II, § 31). Wo aber, wie z. B. bei Mucor, Zelltheilung nicht eintritt, wird solche durch Etiolement gleichfalls nicht herbeigeführt.

Zwischen Wachsthum und Zelltheilung besteht also nur die allgemeine Beziehung, dass jenes vorausgehen muss um Theilung, wo solche zutrifft, zu ermöglichen, ohne dass ein näheres Causalverhältniss zwischen beiden ermittelt wurde, das übrigens recht wohl in einem nur ganz indirecten Zusammenhang bestehen kann. Ein Blick in diesen ist wohl kaum zu erhoffen, ehe einige Einsicht vorliegt, durch welche Ursachen und mechanischen Mittel die Zelltheilung im Protoplasma veranlasst und ausgeführt wird. Hierüber geben uns die in jüngerer Zeit sorgfältig studirten morphologischen Vorgänge keinen bestimmten Aufschluss, und es ist deshalb keine Veranlassung, auf diese, auch nicht auf das Verhältniss zwischen Kerntheilung und Zelltheilung, einzugehen [4]. Das Zusammenführen von Stärke und andern Körnchen in die Zellplatte (I, § 57) müssen wir eben auch als Thatsache hinnehmen, und es ist zur Zeit noch unbestimmt, ob hiermit vielleicht eine Art mechanischer Zerschneidung des Proto-

---

1) Näheres Harting, Linnaea 1847, Bd. 19, p. 557; Hofmeister, Allgem. Morphologie 1868, p. 417. Aeltere Lit. vgl. Treviranus, Physiol. 1838, Bd. 2, p. 124. — Auch bei Moll (De invloed van Celdeeling en Celstrecking op den Groei, 1876) finden sich bezügliche Angaben (vgl. p. 67), indess ist von diesem Forscher das Wachsthum in seiner Beziehung zur Zelltheilung unrichtig aufgefasst.

2) Askenasy, Bot. Ztg. 1874, p. 237. 3) Sphacelarienreihe, 1873, Taf. 3.

4) Näheres bei Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung 1880, III. Aufl.

plasmakörpers erzielt wird. Dass aber mit solcher eine Zelltheilung erzielt werden kann, ist wieder Thatsache. Selbst in den sonst einzellig bleibenden Schläuchen von Vaucheria fügt der Protoplasmakörper eine abschliessende Querwand ein, wenn jener etwa durch Quetschung in seiner Continuität unterbrochen wurde. Es ist dieses eben Folge der Eigenschaft dieses und vieler anderer Protoplasmakörper, an freigelegter Aussenfläche Zellwand zu erzeugen.

Die neu entstehenden Wände treffen in der Regel unter rechtem Winkel auf die schon vorhandenen Wände, so dass gewöhnlich eine rechtwinklige Schneidung zu Wege kommt, und dieses zumeist auch dann, wenn die Wandung zu dem Ende einen bogigen Verlauf nehmen muss. Ausnahmslos freilich ist diese Regel nicht. Strasburger[1]) fand u. a. bei der Entstehung der Endospermzellen im Embryosack von Caltha palustris schon die eben auftretenden Zellplatten in schiefen Winkeln gegeneinander geneigt, und Leitgeb[2]) führt eine grössere Zahl von Beispielen an, in denen jugendliche Wandungen nicht rechtwinklig aufeinander treffen.

Auf die der Regel nach rechtwinklige Schneidung der Wände hat Sachs[3]) mit Recht hohen Werth gelegt. Eine solche rechtwinklige Schneidung ist für mechanische Festigung jedenfalls vortheilhaft, doch mag es sich wohl nicht allein um eine zweckmässige Anpassung handeln, da jene Regel auch da häufig zutrifft, wo auf mechanische Festigung kein besonderes Gewicht zu legen ist. Es mag deshalb wohl in der Gesammtheit der zur Zelltheilung führenden Vorgänge zumeist eine Ursache liegen, vermöge welcher rechtwinklige Schneidung angestrebt, indess nicht erreicht wird, wenn andere Resultanten sich ergeben. Da, wie im nächsten Paragraphen zu erörtern, in den wachsenden organisirten Körpern sich Schichten und Reihen allgemein so ausbilden, dass sie unter rechtem Winkel aufeinander treffen, so kann eine entsprechende Tendenz hinsichtlich der sich bildenden Zellhaut nicht unwahrscheinlich dünken. Bemerkenswerth ist jedenfalls, dass in der Epidermis der Wurzeln die neu auftretenden Theilungswände auch dann den anticlinen Wänden gewöhnlich parallel laufen, wenn allgemeine Wachsthumsursachen diese von dem orthogonal trajectorischen Verlauf ablenkten[4]), so dass die Ursache dieser Ablenkung auch die Ursache für gleichsinnige Ablenkung der neu zu bildenden Wände wird. Es liegt in der Natur der Sache, dass nach Obigem z. B. in cylindrischen Zellen auftretende, rechtwinklig ansetzende Wandungen senkrecht oder parallel gegen die mit der Längsachse zusammenfallende ausgiebigste Wachsthumsrichtung gestellt sind, indess bieten zahlreiche Fälle Beispiele, in denen die neuen Wände mit einer bevorzugten Wachsthumsrichtung nicht zusammenfallen, ja diese unter schiefen Winkeln schneiden. Hofmeister's[5]) Ausspruch, »die theilende Wand steht ausnahmslos senkrecht zur Richtung des stärksten vorausgegangenen Wachsthums der Zelle«, entspricht so dem Sachverhalt allerdings nicht.

Dass Wachsthum und Gestaltung nicht durch die Zellvermehrung bedingt ist, diese vielmehr von dem Wachsthum abhängig ist, wurde von Hofmeister (l. c.)[6]) scharf hervorgehoben, nachdem zuvor öfters, wenigstens dem Sprachgebrauche nach, die Zellvermehrung als das ursächlich Bedingende hingestellt worden war[7]). Uebrigens darf man dabei nicht vergessen, dass das Gesammtwachsthum aus der Arbeit der einzelnen Elementarorgane resultirt, die indess in gegenseitiger Abhängigkeit, also in Abhängigkeit vom Ganzen thätig und wirksam sind.

---

1) L. c., p. 23. 2) Unters. üb. d. Lebermoose 1881, Heft VI, p. 4.
3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. I, p. 46 u. 185.
4) Schwendener, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1880, p. 430.
5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 272. Vgl. auch dessen Pflanzenzelle 1867, p. 129. Die an sich geistreichen Erörterungen leiden leider an vielen Unklarheiten.
6) Vgl. auch Sachs, l. c., p. 196.
7) Vgl. z. B. Schleiden, Grundzüge d. wiss. Bot. 1845, II. Aufl., p. 436.

Trajectorische Wachsthumscurven.

§ 22. Als Erfolg des Wachsens bilden sich mehr oder weniger deutlich in organisirten Körpern Schichtungen und diese orthogonal durchsetzende Reihen aus. Eine solche Anordnung bieten u. a. die concentrisch geschichteten Stärkekörner, in denen eine durchsetzende Reihenbildung durch die mit dem Trocknen auftretenden Risse zum Ausdruck kommt, ferner die von Porencanälen durchbrochenen Schichtungen verdickter Zellwandungen und das nach dem Auflösen der Cystolithen von Ficus bleibende Zellhautskelet. Eine analoge Anordnung kommt aber auch in Geweben zu Stande, in denen eben die Zellen oder deren Wandungen die sichtbaren Raum- oder Flächenelemente darstellen. So bilden ja bekanntlich die Markstrahlen Reihen, welche die Jahresringe durchsetzen, und in Curven analoger Art durchschneiden sich auch die Wandungslinien in jugendlichen Geweben.

Anschliessend an die von Sachs[1]) angewandte Nomenclatur, sollen die in gleichem Sinne wie die Oberfläche des Organs gekrümmten Linien, mögen diese nun Stärkekornschichten, Zellketten, Zellwandungen u. s. w. sein, pericline Curven, die diese durchschneidenden Reihen anticline Curven genannt werden. Diese letzteren durchschneiden nun die periclinen Curven als orthogonale Trajectorien, und umgekehrt können natürlich auch die Periclinen als die orthogonalen Trajectorien der Anticlinen bezeichnet werden. Verlaufen auch diese Curven in Zellgeweben, Stärkekörnern u. s. w. nicht mathematisch genau, so ist doch zumeist eine weit gehende Annäherung an die geometrisch construirten Curven erreicht. Ein besonderer Hinweis auf die mannigfachen, in der Pflanze angenähert vertretenen Curvensysteme und die zugehörigen Trajectorien braucht hier nicht gegeben zu werden, und verweise ich in dieser Hinsicht auf einen kurzen, von Schwendener[2]) gelieferten Ueberblick.

In der Figur 11, welche annähernd auf dem Querschnitt excentrisch verdickter Baumstämme im Verlauf der Jahresringe und der Markstrahlen erreicht sein kann, ist ein System nicht concentrischer Kreise (I—V) gezeichnet, deren Mittelpuncte auf der Symmetrieachse NS liegen. Die orthogonalen Trajectorien r wenden hier natürlich auf der Seite, auf welcher die Schichten nach der Symmetrieachse hin breiter werden, dieser ihre Convexität zu, während auf der andern Seite, wo die Schichten schmaler werden, die Trajectorien concav gegen die Symmetrieachse gekrümmt sind. Um keine mit Rücksicht auf die Wachsthumsvorgänge leicht zu Missdeutungen Veranlassung gebende Bezeichnungen einzuführen, nennen wir mit Sachs[3]) die letzterwähnte Anordnung gewöhnliche, die erstgenannte Anordnung, bei welcher also die concentrischen Schichten gegen die Symmetrieachse sich erweitern, kappenförmige Schichtung. Gehen wir von concentrischen Kreisen aus, so kommt diese kappenförmige Schichtung zu Wege, wenn das stärkste Wachsthum der concentrischen Schich-

---

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 58.

2) Ueber die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in Monatsb. d. Berl. Akad. 1880, p. 412. — Ferner Sachs, l. c., p. 64.

3) L. c., p. 202. — Vgl. auch Schwendener, l. c., p. 414.

ten auf der Symmetrieachse NS liegt, während die gewöhnliche Schichtung sich ausbildet, sobald auf der Symmetrieachse das Wachsthum am geringsten ausfällt. Letzterer Typus ist natürlich ebenso dadurch ausgezeichnet, dass die Trajectorien gegen den Scheitel S concav gekrümmt sind, während sie bei kappenförmiger Schichtung dem Scheitel N ihre Convexität zuwenden[1].

Beide Typen finden sich in der Figur 12 wieder, deren Aehnlichkeit mit dem Verlauf der Zellwände auf dem axilen Längsschnitt durch den Vegetationspunct phanerogamischer Wurzeln unverkennbar ist. Die gewöhnliche Schichtung ist durch den Wurzelkörper (innerhalb *KKK*), die kappenförmige durch

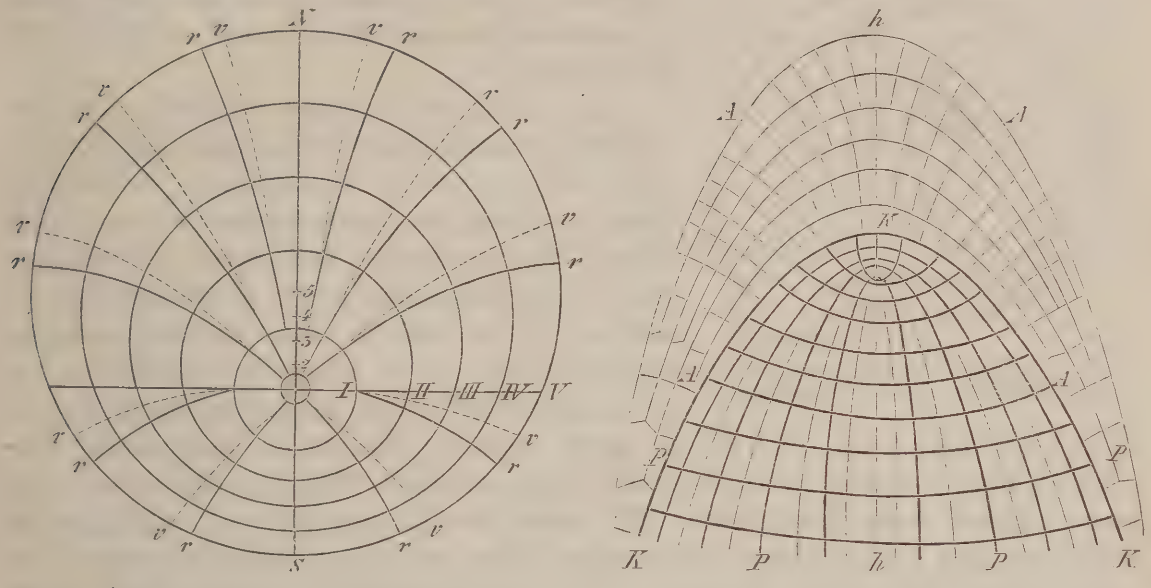


Fig. 11. Als Grundlage der Construction diente ein System nicht concentrischer Kreise, deren Mittelpuncte auf der Symmetrieachse *NS* bei 2, 3, 4, 5 liegen. (Nach Sachs.)

Fig. 12. (Nach Sachs.)

die Wurzelhaube (ausserhalb *KKK*) repräsentirt. Die Periclinen *pp* der gewöhnlichen Schichtung sind hier eine Schaar confocaler Parabeln, zu denen als orthogonale Trajectorien (also als Anticlinen *AA*) gleichfalls confocale Parabeln gehören. In der Kappenschichtung sind die Periclinien und Anticinen ebenfalls Parabeln, die indess nicht confocal, jedoch coaxial sind, so dass die Brennpuncte der Periclinen auf die Längsachse *hh* zu liegen kommen. Uebrigens können der gewöhnlichen Schichtung und der Kappenschichtung entsprechende Constructionen mit den verschiedensten Kegelschnitten und andern höhern Curven hergestellt werden. Es ist aber wohl zu beachten, dass solche geometrische Constructionen nur in so weit Bedeutung haben, als sie zur Veranschaulichung des in der Pflanze gegebenen Verlaufes von Periclinen und Anticlinen dienen, dagegen keineswegs schlechthin zur Beurtheilung der organischen Bildungsthätigkeit verwandt werden dürfen. Mit dieser hat natürlich auch der geometrische Focus, Parameter u. s. w. nichts zu thun.

Mit dem Wachsthum ändert sich natürlich der Verlauf der Periclinen und mit diesen der der Anticlinen, welche öfters annähernd orthogonale Trajectorien bleiben. Die Fig. 12 zeigt ja unmittelbar, wie die Anticlinen mit der

1) Vgl. Reinke, Lehrbuch 1880, p. 524.

Entfernung vom Scheitel weniger gekrümmt werden und endlich in gerade Linien übergehen, wenn die Periclinen der Längsachse parallel geworden sind. Der Wandbrechungen und anderer Verschiebungen halber tritt solches in Vegetationspuncten der Phanerogamen nicht deutlich hervor, wohl aber bei vielen Algen, die wie Dictyota mit linsenförmiger Scheitelzelle wachsen[1]. Die Fig. 12 liefert geradezu ein schematisches Bild für solche Pflanzen, wenn allein die innerste der ausgezogenen Periclinen mit den zugehörigen Anticlinen ins Auge gefasst wird. Weiter zeigt Fig. 13, wie die nach orthogonal trajectorischem Verlauf strebenden Markstrahlen gebrochen werden, wenn das Maximum des Zuwachses in successiven Jahresringen auf verschiedene Radien fällt.

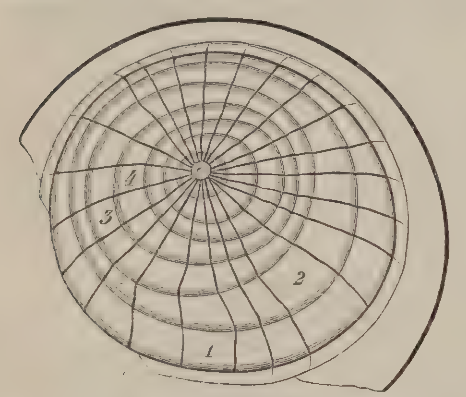


Fig. 13. Querschnitt eines Stammes von Passerina filiformis. (Nach Schwendener.)

Als Marken für den Verlauf der Zuwachsbewegung hat aber die Lage der Periclinen und Anticlinen Bedeutung, indem die Bahn, welche ein Zuwachselement durchlief, damit gekennzeichnet sein kann, wenn spätere Verschiebungen keine Verwischung erzielen. Wenn z. B. in concentrisch geschichteten Körpern durch einseitig gefördertes intercalares Wachsthum eine Schichtung wie in Fig. 11 erreicht wird, gehen die zuvor geraden Radien in gekrümmte Trajectorien über, indem jedes einzelne Flächenelement (Micelle, Zelle etc.) eine entsprechende Bahn durchläuft. Man sieht dieses sogleich ein, wenn man an dem innersten Kreise einen bestimmten Punct ins Auge fasst und jenen nunmehr wachsen lässt, bis er successiv in die Lage der Kreise II, III, IV, V gekommen ist. Das trifft ja auch zu, wenn ein concentrisch geschichtetes Stärkekorn in ein excentrisch geschichtetes Korn übergeht, und ebenso beschreibt die den Scheitel eines Markstrahls bildende Cambiumzelle eine entsprechende trajectorische Bahn, indem sie mit der Verdickung des Stammes weiter nach Aussen vorrückt. Eben weil in dem Holzkörper die jeweilige Lage des Markstrahls einigermaassen erhalten wird, sehen wir ihn fernerhin als trajectorische Curve die Jahresringe durchsetzen. Ebenso würden in Fig. 12 in der Wurzelhaube die Anticlinen, in dem Wurzelkörper die Periclinen die Bahn kennzeichnen, welche mit dem Wachsthum mit Bezug auf die als Abscissenachse gewählte Hauptachse durchlaufen wird, wenn die in dieser Construction ausgedrückte Regelmässigkeit eingehalten würde.

Thatsächlich beschreiben aber die Flächenelemente häufig eine von der orthogonalen Trajectorie mehr oder weniger abweichende Curve, und wie weitgehend diese Ablenkungen werden können, lehren sogleich die vom Vegetationspunct ferneren Gewebe der Stengel und Wurzeln, in denen die im Urmeristem und in jugendlichen Geweben zuweilen deutlich ausgesprochenen Periclinen und Anticlinen oft überhaupt nicht mehr zu erkennen sind. Für die Ermittlung des Wachsthumsverlaufs sind indess auch diese Abweichungen bedeutungsvoll, wenn auch bisher noch kaum verwandt. Denn immer zeigt eine Ablenkung

1) Vgl. die Fig. 133 in Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 180.

eine nach der bezüglichen Richtung hin wirksame Resultante an, die aus den auf das Wachsthum influirenden Factoren entspringt, welche sowohl aus dem Verband der Elemente (Zellen, Micellen u. s. w.) als aus Eigenschaften und Thätigkeiten dieser sich ergeben. Da aber dieser Gegenstand, zu dem auch die Wandbrechungen u. s. w. gehören, bisher noch nicht eingehender mit Rücksicht auf die Mechanik des Wachsens behandelt wurde, müssen wir uns hier auf Andeutung einiger einfacheren Ablenkungen beschränken.

An einseitig verdickten Baumstämmen pflegen die Markstrahlen von der Symmetrieachse NS so abgelenkt zu sein, wie es in Fig. 11 dargestellt ist, in welcher die mit r bezeichneten ausgezogenen Linien die geometrischen Trajectorien, die punctirten Linien v den thatsächlichen Verlauf der Markstrahlen vorstellen. Auf der stärkst wachsenden Seite sind also die Markstrahlen der Symmetrieachse genähert, auf der schwächst wachsenden von dieser entfernt [1]), und dieses Verhältniss zwischen Wachsthum und Ablenkung der Anticlinen scheint sehr gewöhnlich zu bestehen. Denn analoge Ablenkung zeigen nach Sachs (l. c. p. 195) häufig die Anticlinen in Zellgeweben, und Schwendener (l. c. p. 422 u. 430) beobachtete dasselbe an Wurzelkappen, und insbesondere an den Epidermiswandungen. Eben solche Verschiebungen bieten nach Schwendener die anticlinen Linien im Zellstoffskelet der Cystolithen von Ficus, ferner zuweilen die Porencanäle in stark verdickten Zellwandungen, die übrigens, wie auch die Risse in Stärkekörnern, die Schichten meist orthogonal durchsetzen.

Das Wachsthum in tangentialer Richtung ist also in den stärkst wachsenden Zonen nicht so ausgiebig, wie es zur Erzielung eines orthogonal trajectorischen Verlaufes nöthig wäre. Zur Erreichung eines solchen Resultates mag wohl die bei Dickenwachsthum der Bäume thatsächlich bestehende tangentiale Spannung eine wesentliche Rolle mitspielen, indem sie im Allgemeinen so vertheilt sein dürfte, dass sie einen Punct gegen die stärkst wachsende Zone hinzutreiben bestrebt ist. Dem entspricht es, dass die maximale Ablenkung der Trajectorien sich in einer gewissen Entfernung von der Symmetrieachse findet und dann wieder gegen die schwächst wachsende Seite hin abnimmt, wo eine solche seitliche Componente natürlich dann die Anticlinen von der Symmetrieachse entfernen muss. Offenbar ist ein solcher Zug der negativ gespannten Epidermis auch die Ursache, dass die anticlinen Wände in der Epidermis der Wurzel in der Nähe des Scheitels nach der Basis der Wurzel hin abgelenkt sind [2]). Ueberhaupt wird immer eine Ablenkung erzielt werden, wenn irgendwie eine seitliche Componente zu Stande kommt, und dieses ist in der Mehrzahl der Wachsthumsvorgänge zu erwarten.

Von Schwendener (l. c.) wurde zuerst dargethan, dass allgemein als Erfolg der Zuwachsbewegung sich Reihen bilden, welche Schichtungen in einem den orthogonalen Trajectorien entsprechenden Verlauf durchsetzen. Zuvor hatte Sachs (l. c.) eine solche Anordnung speziell für Zellwandungen dargelegt, die Ursache aber in der rechtwinkligen Schneidung der sich neubildenden Wände gesucht. Hierdurch wird allerdings die fragliche Anordnung in Zellgeweben wesentlich unterstützt, eventuell auch erst ermöglicht, doch

---

1) Sachs, l. c., p. 194. Schwendener, l. c., p. 422.

2) Näheres bei Schwendener, l. c., p. 418 u. 430. — Hier sind auch (p. 424) die Gründe angegeben, welche im Wundholz eine Verschiebung der Trajectorien erzielen; vgl. dazu auch Sachs, l. c., p. 195.

können bei genügend ausgiebigem Wachsthum auch aus schiefen Zellwandungen orthogonale Trajectorien hervorgehen, wie im Näheren bei Schwendener (l. c., p. 427) nachzusehen ist. Die Zelltheilung ist überhaupt eine Sache für sich, und auch in nicht zelligen organisirten Körpern, wie in Stärkekörnern u. s. w., kommen durch Wachsthum trajectorische Curven zu Stande.

Auf die ursprüngliche Anordnung der Zellen und deren Modification mit dem Wachsthum kann hier nicht weiter eingegangen und muss dieserhalb auf die ausführlichen Abhandlungen von Sachs verwiesen werden. Dass aus solcher Anordnung auf die Vertheilung des Wachsens eventuell geschlossen werden kann, ist schon angedeutet und geht auch aus dem in früheren Paragraphen Gesagten hervor. Bemerkt sei noch beiläufig, dass in einem eben entstehenden Blatt oder Zweig sich zunächst Kappenschichtung ausbildet[1], weil, wie es ja auch der Augenschein der Hervorwölbung lehrt, das ausgiebigste Wachsthum in der Längsachse des entstehenden Organes thätig ist.

Abschnitt II. **Jahres- und Tagesperiode.**

§ 23. Die grosse Periode der Zuwachsbewegung muss unter den in der Natur gebotenen Bedingungen, abgesehen von den aus inneren Ursachen entspringenden Wachsthumsschwankungen, immer eine vielfach ausgezackte Curve liefern, weil durch den Wechsel äusserer Verhältnisse Hebungen und Senkungen im Wachsthum erzielt werden. Von diesen sollen hier speziell die jährlich und täglich sich wiederholenden Schwankungen, die Jahresperiode und Tagesperiode der Zuwachsbewegung, beleuchtet werden, welche allerdings in keinem ganz einfachen Verhältniss zu dem täglichen und jährlichen Wechsel äusserer Wachsthumsbedingungen stehen.

Wenn aber jährlich im Winter ein relativer Wachsthumsstillstand eintritt, und täglich während der Nacht die Wachsthumsschnelligkeit eine andere wird, so kann über irgend eine Beziehung dieser Schwankungen zum Wechsel äusserer Verhältnisse keine Frage sein. Denn die Tagesperiode hält die gleiche Relation zum Tageswechsel in den zu unsern Antipoden versetzten Pflanzen ein, und die jährliche Periode ist bei uns dieselbe bei Pflanzen, die aus Ländern eingeführt wurden, in denen der Winter gegenüber unserem Klima zeitlich verschoben ist. Nur darüber kann zunächst Zweifel bestehen, ob die Pflanzen eine in täglichem und jährlichem Rhythmus sich wiederholende, durch klimatische Verhältnisse aber regulirbare Periodicität als erbliche Eigenthümlichkeit besitzen, oder ob die Tagesperiode und Jahresperiode allein durch den Tageswechsel und Jahreswechsel inducirt werden.

In den folgenden Paragraphen soll nun gezeigt werden, dass in manchen Fällen die Jahresperiode und Tagesperiode durch den Wechsel äusserer Verhältnisse inducirt wird. Einmal ausgebildet, dauern aber die Wachsthumsschwankungen nach Aufhören der erzeugenden Ursachen noch gewisse Zeit in einem ähnlichen Rhythmus, also analog wie die Schwingungen eines einmal angestossenen Pendels fort. Dieses insbesondere für die tägliche Wachsthumsperiode nachgewiesene Verhalten gilt nach den vorliegenden Erfahrungen offenbar auch für die Jahresperiode einiger Pflanzen. In andern Fällen ist es zweifelhaft, ob die unter constanten äussern Bedingungen fortdauernden täglichen

---

1) Vgl. Sachs, l. c., p. 204.

oder jährlichen Wachsthumsschwankungen nur lange anhaltende Nachwirkungen einer inducirten Periodicität sind, oder einer erblichen Periodicität entspringen. Bei solcher Sachlage ist es um so mehr geboten, die Tagesperiode und Jahresperiode gesondert, nicht einfach in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Einfluss von äusseren Umständen auf das Wachsen zu behandeln.

Uebrigens kommt eine Tagesperiode und Jahresperiode geradezu allen Functionen der Pflanze zu, da keine Thätigkeit von äusseren Verhältnissen unabhängig ist, diese aber im Allgemeinen täglich und jährlich in einem gewissen rhythmischen Gang variiren. Freilich richten sich einige Vorgänge unmittelbar nach den Aussenverhältnissen, während Blutung und zum Theil wenigstens die Gewebespannung analoge Beziehungen zur Aussenwelt bietet, wie die Periodicität des Wachsthums, mit dem ohnedies die Gewebespannung ja genetisch verknüpft ist. Auch die Kohlensäurezersetzung hat u. a. eine ausgesprochene Tagesperiode und Jahresperiode, da im Dunkeln nicht assimilirt und diese Thätigkeit mit dem Verlust der Blätter und selbst bei immergrünen Pflanzen, der niederen Temperatur halber, im Winter sehr eingeschränkt wird.

Tagesperiode.

§ 24. Sind Pflanzen dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzt, während Temperatur, Feuchtigkeit und andere Factoren möglichst constant bleiben, so zeigt sich bei den verschiedenen, bis dahin untersuchten Pflanzen und Pflanzentheilen eine der Hauptsache nach übereinstimmende Tagesperiode der Zuwachsbewegung. Am Tage nämlich tritt eine Verlangsamung, in der Nacht eine Beschleunigung des Längenwachsthums ein (es ist immer der Gesammtzuwachs gemessen), die bei den einen Pflanzen schneller, bei den anderen Pflanzen langsamer zur Geltung kommt und spezifisch verschiedene Ausgiebigkeit erreicht. Die Maxima und Minima der täglichen Wachsthumscurve fallen deshalb auch nicht auf dieselben Stunden. Sehr gewöhnlich wird, wie die den täglichen Längenzuwachs eines Stengels von Dahlia variabilis darstellenden Curven in Fig. 14 (Curve *3 z*) zeigen, das Maximum in früheren oder späteren Morgenstunden, das Minimum in Nachmittags- oder Abendstunden erreicht, doch stellt sich in manchen Pflanzen das Maximum erst Nachmittags, das Minimum erst nach Mitternacht ein[1].

Der autonomen, in kürzeren Intervallen sich wiederholenden Senkungen und Hebungen des Wachsens halber (II, § 18) liefert die graphische Darstellung der stündlichen Zuwachse (Fig 14, Curve *1 z*) eine Curve mit vielen secundären Maxima und Minima, die weniger hervortreten, wenn das Mittel aus dreistündigen Beobachtungszeiten zur Construction der Curve verwandt wird (Curze *3 z*). Solche kürzere Oscillationen der Zuwachsbewegung sind bei manchen Pflanzen deutlicher als bei anderen ausgesprochen, und treten namentlich in den von Baranetzky angestellten Beobachtungen öfters sehr zurück. Uebrigens werden solche Schwankungen, wie sie die dargestellte Curve *1 z* bietet, theilweise

1) Vgl. namentlich Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. I, p. 99; Baranetzky, Die tägliche Periodicität im Längenwachsthum, 1879. Separatabz. aus Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, VII sér., Bd. 27, Nr. 2.

auch durch nicht völlige Constanz der äusseren Verhältnisse und Fehler der Messungen herbeigeführt.

Analoge Wachsthumsschwankungen spielen sich in den tägliche periodische Bewegungen ausführenden Blättern ab, die zugleich zeigen, dass die in einem Blattstiel vereinigten antagonistischen Gewebe in ungleicher Weise ihren Wachsthumsgang ändern. Denn eben vermöge solcher relativ ungleicher

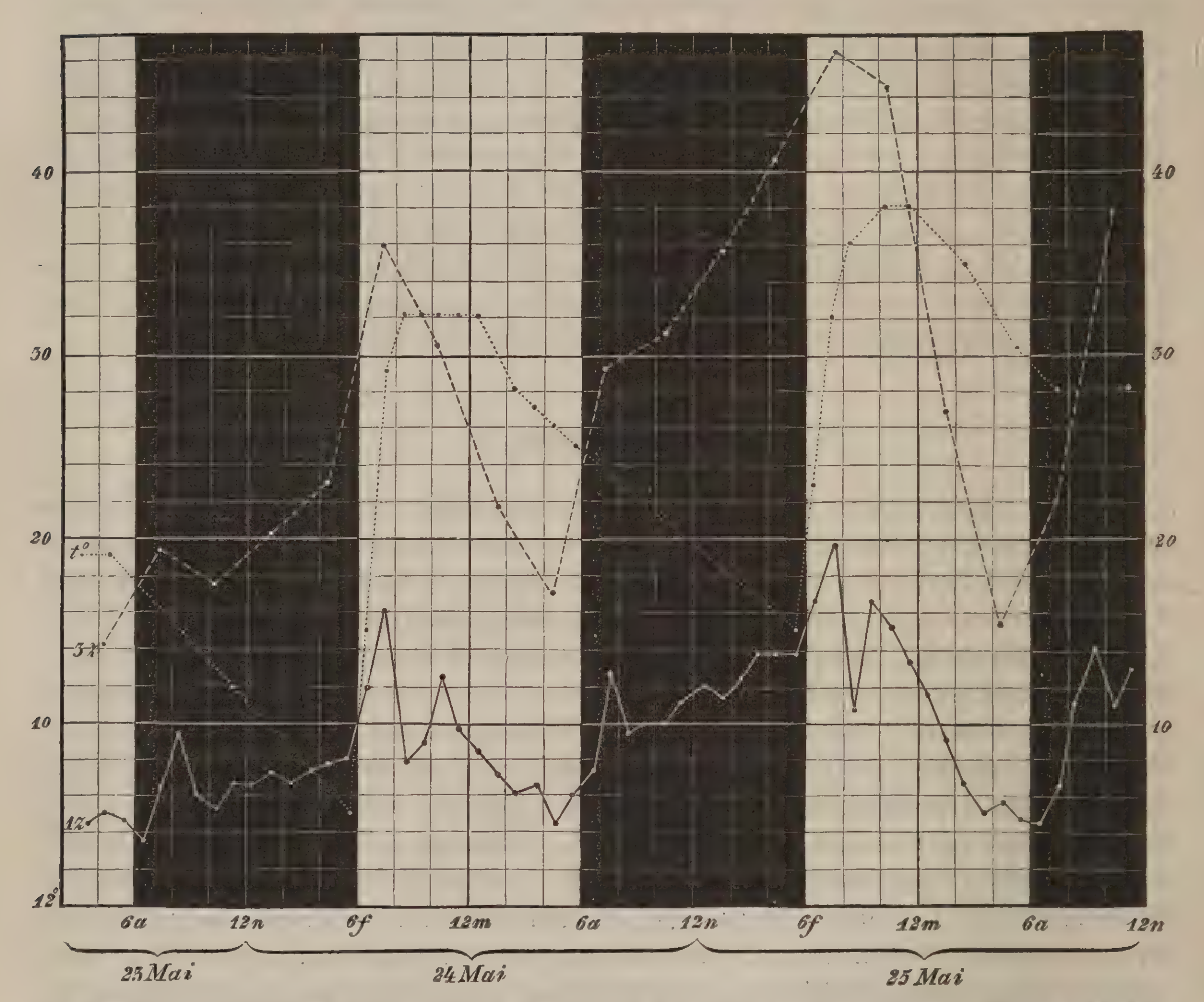


Fig. 14. Zuwachsbewegung des Stengels einer im täglichen Beleuchtungswechsel gehaltenen Pflanze von Dahlia variabilis nach Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 145. Die Zuwachse wurden mit Hülfe des Zeigers am Bogen (Fig. 9, II, p. 85) registrirt, und zwar entspricht das Fortrücken der den Zuwachs 12fach vergrössernden Zeigerspitze um 1 mm in dieser graphischen Darstellung einer Ordinate von 2 mm Höhe. (Die Coordinatenquadrate haben 4 mm Seite.) Die Curve *1z* ist nach den stündlichen, *3z* nach den dreistündigen Mittelwerthen construirt. Die Curve *t*° gibt den Gang der Temperatur an. Die Temperatur 12° R. fällt mit der Abscissenachse zusammen und die Ordinate für $^1/_{10}$° R. misst 2 mm, so dass die Curve *t*° mit 13,9° beginnt. Die Zeit zwischen 6 Uhr Abends und 6 Uhr Morgens ist dunkel gehalten.

Wachsthumsänderung kommen die Einkrümmungen in den Bewegungszonen zu Wege. In den nicht mehr wachsenden Bewegungsgelenken wird durch die täglich variirende Expansionskraft in den activen Geweben Wachsthum nicht mehr herbeigeführt, ausserdem aber vollziehen sich tägliche Oscillationen in einem analogen Rhythmus, wie in den noch wachsenden Bewegungszonen, doch treten in den Gelenken manche Verhältnisse klarer hervor, weil es sich immer nur um wieder rückgängig werdende Variationen handelt. In den durch Gelenke vermittelten täglichen Bewegungen treten nun bei manchen Pflanzen autonome

Oscillationen kürzerer Zeitdauer ziemlich zurück, während dieselben in anderen Fällen so ansehnlich werden, dass selbst die Tagesperiode undeutlich erscheint.

Mit dem gleichzeitigen Wechsel anderer äusserer Verhältnisse wird natürlich die tägliche Wachsthumscurve im Allgemeinen weit unregelmässiger, und kann das Minimum der Zuwachsbewegung auch während der Nacht haben. Denn wenn auch vermöge der Tagesperiode und der Entziehung des Lichtes eine Wachsthumsbeschleunigung während der Nacht angestrebt wird, so vermag doch z. B. eine Senkung der Temperatur eine solche Retardation zu erzielen, dass sich ein verlangsamtes Wachsen als Resultante ergibt. Dieserhalb wachsen im Freien die Pflanzen sehr gewöhnlich am Tage schneller als während der Nacht, in der ausser obigen Factoren zumeist die steigende Turgescenz der Gewebe die Zuwachsbewegung begünstigt. Dieser überwiegende Einfluss der Temperatur geht gar nicht selten in kühlen Frühjahrsnächten so weit, dass ein gänzlicher Stillstand des Wachsthums während der Nacht eintritt. Selbstverständlich ist aber die aus einer Summe von Variablen resultirende Wachsthumsbewegung an jedem Tage und in jedem Klima, ja selbst nach den Standorten verschieden, und Wasserpflanzen, sowie die Wurzeln der Bäume, sind sehr gewöhnlich Temperaturschwankungen in geringerem Grade ausgesetzt, als die in Luft ragenden Pflanzentheile.

Wird einer des Abends ins Dunkle gekommenen Pflanze fernerhin das Licht dauernd entzogen, so setzen sich unter constanten äusseren Bedingungen dennoch die täglichen Wachsthumsschwankungen fort, wie von Sachs gezeigt und von Baranetzky im Näheren verfolgt wurde. Aus den Versuchen des letztgenannten Forschers ergibt sich, dass z. B. bei Gesneria tubiflora die Tagesperiode der Stengel schon nach einigen Tagen verwischt, dagegen bei Helianthus tuberosus noch nach 14tägigem Aufenthalt in vollkommener Finsterniss deutlich bemerkbar ist (l. c. p. 6). Eine etwas andere Gestaltung nehmen freilich die Curven der Dunkelpflanzen an, und nach Baranetzky kommt zumeist eine Verfrühung der Maxima zu Wege, die also dann durch ein Zeitintervall von weniger als 24 Stunden getrennt sind. Ferner treten nach Baranetzky die secundären Wachsthumsoscillationen im Dunkeln markirter hervor.

Diese fortdauernde Periodicität müssen wir demgemäss als Nachwirkungen der Tagesperiode ansehen, wie die Fortdauer der periodischen Bewegungen im Dunkeln. Für diese habe ich (II, § 58) nachgewiesen, dass sie, bei constanter Beleuchtung ebenso wie im Dunkeln allmählich an Amplitude nachlassend, endlich verschwinden, und wenn für unsere Zuwachsbewegungen kein so vollkommenes Beweismaterial vorliegt, so sind doch die Erfahrungen Baranetzky's ausreichend, um wenigstens für einige Pflanzen eine vollkommene Analogie mit den täglichen Bewegungen zu lehren, die ja ohnehin theilweise durch tägliche Hebungen und Senkungen des Wachsthums vermittelt werden. Bei Besprechung dieser periodischen Bewegungen werden wir gleichfalls gewisse zeitliche Verschiebungen der Wendepuncte kennen lernen und erfahren, wie die Nachwirkungen der Tagesperiode da leicht verwischt werden, wo die autonomen Oscillationen sehr ansehnlich sind.

Kommt den autonomen Oscillationen nur ein kurzes Zeitintervall zu, so können sie mit den Nachwirkungen der Tagesperiode nicht verwechselt werden, während sie von diesen schwer zu trennen sind, wenn sie in ähnlicher zeit-

licher Dauer aufeinander folgen. In der That scheinen nach Baranetzky (l. c., p. 8) die autonomen Schwankungen oft ein ansehnliches, übrigens individuell verschiedenes Zeitmaass zu umfassen. So zeigt ein Stengel von Gesneria tubiflora im Dunkeln eine 24stündige, ein anderer eine 48stündige Periode an, und diese dauerte in einem Exemplar von Helianthus annuus 12 Stunden, während die Pflanzen unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels eine scharf ausgesprochene Tagesperiode ergaben. Bei zeitlich ausgedehnter Amplitude autonomer Oscillationen könnte dann freilich angenommen werden, dass der Tageswechsel eine in ähnlichem Zeitmaasse erblich bestehende Periodicität nur regulirend in bestimmte Bahnen lenkt, während dieses da nicht möglich ist, wo die autonomen Oscillationen ein kurzes Zeitmaass haben und neben der Tagesperiode fortdauern, oder wo autonome Oscillationen, wie das namentlich bei periodischen Bewegungen zutrifft, immer auf ein Minimum eingeschränkt sind.

Unter Erwägung der soeben besprochenen Verhältnisse muss es auch zweifelhaft sein, ob als Erfolg einer Nachwirkung der Tagesperiode die im Dunkeln aus Rüben (Brassica rapa) erzogenen Triebe zum Theil eine ähnliche Wachsthumsperiodicität wie die Lichtpflanzen zeigten, während in anderen Individuen die Maxima und Minima eine wesentlich andere Lage boten, oder auch sehr zurücktraten. In den aus Knollen im Dunkeln erzogenen Trieben von Gesneria tubiflora und Helianthus tuberosus (l. c., p. 17) war hingegen von einer Tagesperiode nichts mehr zu bemerken, die somit in diesen Pflanzen durch den Beleuchtungswechsel inducirt wird.

Wie solche Induction im Näheren zu Stande kommt, ist bisher exact nur für die periodischen Bewegungen von mir nachgewiesen (II, § 58). An den in constanter Beleuchtung bewegungslos gewordenen Pflanzen bringt eine Verdunklung eine Schwingung hervor, welche sich, ähnlich wie die Schwingungen eines angestossenen Pendels, noch einige Zeit im Dunklen fortsetzt, ohne hierbei gerade ganz genau dasselbe Zeitmaass einzuhalten, wie die erste Schwingung, welche sich auch in kürzerer Zeit als 24 Stunden abspielen kann. Wiederholen sich nun täglich gleichsinnige Lichtwirkungen, so wird damit die Amplitude der Nachwirkungsbewegungen in analoger Weise vergrössert, wie die Schwingung eines Pendels, das einen mit der Oscillation gleichsinnig wirkenden Stoss erhält. Die so durch Accumulation inducirten Schwingungen dauern mit Aufhören der wirkenden Ursache noch längere oder kürzere Zeit mit allmählich nachlassender Amplitude fort. Die täglichen periodischen Bewegungen waren dann in den bisherigen Versuchen immer schon im Laufe einiger Tage, höchstens in 14 Tagen, bis zur Unkenntlichkeit verwischt, doch ist es wohl möglich, dass auch noch Pflanzen gefunden werden, in denen sie sehr lange anhalten, vielleicht sich selbst bis auf Nachkommen übertragen. Es handelt sich hierbei ja nur um thatsächlich bestehende graduelle Unterschiede, und wenn bei Helianthus tuberosus Baranetzky die inducirte Tagesperiode während 14 Tagen anhaltend fand, so könnte die Nachwirkung dieser auch wohl in der Rübe so nachhaltig sein, dass sie noch in den nach einer Zwischenruhe auswachsenden Sprossen auftritt, ohne dass die beobachteten Thatsachen, wie oben bemerkt, gerade zu dieser Deutung zwingen. Erstreckt sich aber die Nachwirkung über eine längere Zeit als die Beobachtung, so muss sie dem Experimentator als eine von äusseren Verhältnissen unabhängige Periodicität ent-

gegentreten. Dieses beachtet, werden wir auf Grund keiner der vorliegenden Beobachtungen eine von dem Tageswechsel unabhängig entstandene tägliche Periodicität annehmen.

Der Beleuchtungswechsel aber vermag obige Wirkungen zu erzielen, indem immer eine Lichtentziehung eine Beschleunigung, ein Lichtzutritt eine Verlangsamung der Zuwachsbewegung herbeiführt (II, § 30). Dabei sind die Wirkungen spezifisch sehr verschieden, und während bei der einen Pflanze bald nach einer Verdunklung oder Erhellung der Erfolg bemerklich wird, macht sich ein solcher bei einer andern Pflanze nur langsam geltend, und erreicht erst nach längerer Zeit den maximalen Werth[1]). Auf diesem wird an einer langsam reagirenden Pflanze die durch eine abendliche Verdunklung erzielte Wachsthumsbeschleunigung noch nicht angekommen sein, wenn am Morgen wieder Lichtstrahlen die Pflanze treffen. Die Beleuchtung bringt wieder nur allmählich eine Verlangsamung zu Stande, so dass dann das Maximum der Wachsthumscurve eventuell erst in spätere Tagesstunden, das Minimum erst in spätere Nachtstunden fallen wird. Von dem so inducirten Gang ist aber wieder der Rhythmus der Nachwirkungsbewegungen abhängig, und damit auch die Tagesperiode, welche ja aus den Nachwirkungsbewegungen und der täglich sich wiederholenden Wirkung des Beleuchtungswechsels resultirt. Da nun letztere variabel ist, mit den Jahreszeiten auch auf andere Stunden fällt, so verschieben sich die Maxima und Minima der Wachsthumscurve. Dass diese bei den im Dunklen gehaltenen Pflanzen etwas anders ausfällt, ist leicht verständlich, da mit constantem Lichtabschluss ein für den Gang der Tagesperiode immer mitwirksamer Factor ausfällt.

Bemerkenswerth ist, dass eine solche Periodicität, wie sie durch den täglichen Beleuchtungswechsel bei Constanz aller anderen Factoren inducirt wird, auch dann an den im Dunklen gehaltenen Pflanzen sich bemerklich macht, wenn diese im Freien erwachsen sind, wo häufig ihr Wachsthum am Tage ansehnlicher als in der Nacht ausfiel. Es ist dieses um so mehr zu beachten, als die Nachwirkungsbewegungen in Gelenken sich nachweislich nach den thatsächlich ausgeführten Bewegungen richten, auch wenn diese durch mitwirkende mechanische Ursachen einen anderen Gang verfolgen, als ihn der Lichtwechsel allein erzielt haben würde. Bei Mangel geeigneter Untersuchungen kann eine Erklärung des obigen Factums nicht gegeben werden. Im Allgemeinen wird man die Ursache darin suchen dürfen, dass entweder der durch Temperaturschwankungen erzielte Gang der Zuwachsbewegung keine wesentlichen Nachwirkungsbewegungen erzeugt, oder dass diese nicht zur Ausbildung kommen, weil die Temperatur nicht jeden Tag den gleichsinnigen Gang einhält, und so vielleicht die heute erzielten Erfolge morgen durch entgegengesetzt gerichtete Wirkungen aufgehoben werden.

Der tägliche Gang der Zuwachsbewegung, wie er sich bei Constanz der übrigen Factoren unter wechselnder Beleuchtung und auch im Dunkeln abspielt, wurde zuerst von Sachs[2]) genau verfolgt. Die Versuche früherer Forscher, so die von Meyer, Mulder, Harting, Caspary, Rauwenhoff u. A., sind von Sachs (l. c.) kritisch behandelt. Indem ich dieserhalb auf die Sachs'sche Arbeit verweise, bemerke ich nur, dass die theilweise unsicheren und wider-

---

1) Vgl. Sachs, l. c., p. 166.
2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. I, p. 99.

sprechenden Resultate wohl zum guten Theil erhalten wurden, weil für Constanz von Temperatur, Feuchtigkeit u. s. w. gar nicht oder doch nicht genügend gesorgt war. Die Experimente von Sachs und, so weit es den thatsächlichen Gang des Wachsthums betrifft, die bestätigenden Untersuchungen Baranetzky's[1]) beschränken sich auf das Längenwachsthum von Stengeltheilen phanerogamischer Gewächse, doch scheint eine analoge tägliche Periodicität allen Pflanzen und Pflanzentheilen zuzukommen. Eine solche ergibt sich aus den Untersuchungen von Prantl[2]) und Stebler[3]) für die Blätter aller untersuchten Pflanzen, und mangelt nach Strehl[4]) auch Wurzeln von Keimpflanzen nicht. Für kryptogamische Gewächse fehlen zwar kritische Untersuchungen, doch da, so weit Untersuchungen vorliegen (II, § 30), auch in diesen das Wachsthum durch Beleuchtung gehemmt, durch Verdunklung beschleunigt wird, dürften jene eine gleiche Periodicität wie Phanerogamen besitzen. Bei Hypoxylon carpophilum fand J. Schmitz[5]) eine freilich geringe Zuwachssteigerung in der Nacht, und wenn unser Autor die Zuwachsbewegung von Rhizomorpha (l. c., p. 510) durchschnittlich ein klein wenig ansehnlicher am Tage fand, so wird wohl in nicht genügender Constanz der Temperatur oder in anderen Verhältnissen die Ursache zu suchen sein. An einer analogen täglichen Periodicität des Dickenwachsthums ist wohl nicht zu zweifeln, auch scheint eine solche aus den in dieser Richtung nicht ganz entscheidenden Untersuchungen Reinke's[6]) hervorzugehen.

Die Fortdauer der täglichen Wachsthumsperiode im Dunklen ist indess Sachs (l. c., p. 167) geneigt, einem nicht völligen Lichtabschluss zuzuschreiben. Nachdem ich die Existenz von Nachwirkungsbewegungen festgestellt, war aber an einer ähnlichen Nachwirkung auch für die ohne Krümmung fortwachsenden Sprossen kaum noch zu zweifeln. Baranetzky hat dann hierfür entscheidende Beweise gebracht und u. a. gezeigt (l. c., p. 5), dass die Periodicität in üblicher Weise fortdauerte, wenn Pflanzen von Gesneria tubiflora in einem möglichst verdunkelten Raume durch einige in einer Entfernung von 2—3 Fuss aufgestellte Stearinkerzen ununterbrochen beleuchtet wurden. Aus den vorliegenden Untersuchungen ergibt sich ferner, wie schon oben hervorgehoben wurde, dass die Tagesperiode in analoger Weise, wie die täglichen periodischen Bewegungen, inducirt wird[7]).

Eine Verdunklung erzielt zu jeder Zeit eine Beschleunigung des Wachsens, doch ist nach Analogie der periodischen Bewegungen der Erfolg sicher nicht derselbe, wenn die Lichtentziehung des Abends oder des Morgens vorgenommen wird. Denn in letzterem Fall strebt die Pflanze vermöge der Nachwirkungen, also aus inneren Ursachen, nach Verlangsamung des Wachsens, und die Resultante wird geringer sein, als wenn Nachwirkung und Verdunklung am Abend gleichsinnig zusammengreifen. Durch eine zu ungewöhnlicher Tageszeit vorgenommene Verdunklung wird als Resultante das Maximum der Zuwachsbewegung mehr oder weniger verschoben, und einen dem entsprechenden Gang nehmen ebenfalls die Nachwirkungsbewegungen an der dauernd im Dunklen bleibenden Pflanze an. Auf solche Verhältnisse kommen wir noch bei Gelegenheit der periodischen Bewegungen zu sprechen, und verweise ich hier auf eine Anzahl einschlägiger Beobachtungen in Baranetzky's Arbeit (p. 9, 10, 16).

Der Gang der Tagesperiode (bei Constanz anderer Faktoren) im Näheren muss in den Arbeiten von Sachs und Baranetzky nachgesehen werden, die beide mit selbstregistrirenden Apparaten arbeiteten (II, § 19)[8]). In diesen Arbeiten, namentlich in der Baranetzky's, finden sich auch Beispiele, in denen Maxima und Minima in aufeinanderfolgenden Tagen um

1) Die tägliche Periodicität im Längenwachsthum, 1879. Separatabz. aus Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, Bd. 27, Nr. 2. — Vorläufige Mittheilung, Bot. Ztg. 1877, p. 639.

2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 371.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, Bd. 11, p. 47.

4) Unters. üb. d. Längenwachsthum d. Wurzel u. d. hypocotyl. Gliedes 1874, p. 19.

5) Linnaea 1843, Bd. 17, p. 464.

6) Bot. Ztg. 1876, p. 148.

7) Stebler (l. c., p. 116) sieht die Tagesperiode der Blätter als ein ererbtes Phänomen an, setzt sich aber damit in Widerspruch mit seiner Theorie, nach der sie von der Assimilationsthätigkeit der Blätter abhängt. (Vgl. dazu die Kritik bei Vines, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 1, p. 132.)

8) Beobachtungen an Monotropa wurden angestellt von Drude, Die Biologie von Monotropa 1873, p. 58.

einige Stunden verschoben sind, ebenso Fälle, in denen das Maximum in den Nachmittag, das Minimum um oder nach Mitternacht fällt. Ebenso zeigen die graphischen Darstellungen in diesen Arbeiten, dass die Curve vom Maximum ab, wie in Fig. 14, ziemlich steil abfällt oder bei anderen Pflanzen sich allmählicher senkt. Es hängt dieses offenbar mit der Schnelligkeit zusammen, mit welcher die Beleuchtung einen hemmenden Einfluss ausübt, und dieserhalb pflegt im Dunkeln die Nachwirkungsperiode auch ein mehr allmähliches Fallen und Steigen der Curve zu bieten. Unsere Fig. 14 zeigt ferner, dass die Unterschiede der Wachsthumsschnelligkeit während des Maximums und Minimums erheblich sind, und aus den von den genannten Autoren mitgetheilten Resultaten geht hervor, dass wiederholt zur Zeit des Maximums der Zuwachs den dreifachen Werth der minimalen Zuwachsbewegung erreichte.

Blätter. Die Tagesperiode dieser wurde von Prantl (l. c.) an Blättern verschiedener Dicotylen, z. B. Nicotiana tabacum, Cucurbita pepo, geprüft, welche letztere Pflanze auch Stebler benutzte, der ausserdem noch Blätter von Allium cepa und Gräsern dem Versuche unterwarf[1]. An letzteren wurden nur Längenmessungen, an breiteren Blättern von Prantl aber zugleich auch Breitenmessungen direct mit Maassstab angestellt. Zum guten Theil sind diese Messungen in mehrstündigen Intervallen ausgeführt, jedoch hat Stebler in einigen Experimenten stündliche Messungen gemacht. Im Wesentlichen ergeben die Resultate analogen Verlauf der Tagesperiode, wie bei Stengeln, auch differiren die Resultate beider Forscher nicht mehr, als es bei Versuchen dieser Art gewöhnlich zutrifft. In den Beobachtungen Stebler's fällt die Mehrzahl der Maxima, wie die Kritik dieser Experimente von H. Vines[2] lehrt, zwischen 9 und 10 Uhr Morgens, nicht wenige aber auch in spätere Tagesstunden. Die Minima treffen theilweise erst nach 10 Uhr Abends, einige wenige nach 2 Uhr Morgens ein. Jedenfalls ist aus diesen Thatsachen nicht die irrige Anschauung Stebler's zu entnehmen, nach der Licht das Wachsthum der Blätter beschleunigen soll, indem es durch Assimilation die baldigst nach der Production zur Verwendung kommenden Nährstoffe schafft. Uebrigens hat auch Vines direct erwiesen, dass bei Ausschluss von Kohlensäure trotz der jetzt mangelnden Assimilationsthätigkeit das Blattwachsthum in gleicher Weise, wie unter normalen Verhältnissen, durch Beleuchtung beeinflusst wird.

Die Wurzeln der Keimpflanzen von Lupinus albus scheinen nach den Untersuchungen Strehl's (l. c.) eine ähnliche tägliche Periodicität, wie das hypocotyle Glied und der Stengel anderer Pflanzen zu besitzen. Eine kritische Untersuchung, ob in den Wurzeln auch dann eine gewisse Periodicität sich ausbildet, wenn sie sich im Dunklen befinden, während der Stengel dem Licht exponirt ist, wurde noch nicht ausgeführt.

Dass im Freien sehr gewöhnlich des Tags ein grösserer Zuwachs erzielt wird, mögen die folgenden, von Rauwenhoff[3] gewonnenen Zahlen zeigen. Diese wurden aus Messungen abgeleitet, welche dreimal täglich, um 6 Uhr Morgens, 12 Uhr Mittags und 6 Uhr Abends, zwischen Juni und October gewonnen sind. Wird der Zuwachs am Tage und in der Nacht miteinander verglichen, so ergeben sich in Procenten des Gesammtwachsthums folgende Werthe:

	Am Tage Proc.	In der Nacht Proc.
Bryonia dioica	59,0	41,0
Wisteria chinensis	57,8	42,2
Vitis orientalis	55,1	44,9
Cucurbita pepo	56,7	43,3

1) Ueber die Beobachtungen Caspary's an Blättern von Victoria regia vgl. Sachs, l. c., p. 187.

2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. I, p. 128.

3) Vgl. Sachs, l. c., p. 190. — Auch Kirchner (Bot. Ztg. 1878, p. 28) hat Messungen an Pflanzen im Freien angestellt.

Das Wachsthum zwischen 6 Uhr Morgens und 12 Uhr Mittags war in diesen Versuchen geringer, als während der 6 folgenden Nachmittagsstunden. Wenn der Zuwachs in diesen = 100 gesetzt wird, beträgt er für die 6 Morgenstunden nach Rauwenhoff's Messungen an den obigen Pflanzen zwischen 67—81 Procent.

Dass der wesentliche Grund für diesen Erfolg im Gange der Temperatur liegen dürfte, ist schon angedeutet. Die Temperaturcurve in Fig. 14 lehrt übrigens, dass geringe Temperaturschwankungen die Beschleunigung des Wachsthums in der Nacht nicht aufzuhalten vermögen. Bei tiefer nächtlicher Abkühlung muss die Wachsthumshemmung immer ansehnlicher werden, und hierin liegt wenigstens ein wesentlicher Factor für die geringe Streckung der Internodien alpiner Pflanzen. Denn der ansehnlichen nächtlichen Abkühlung halber fällt deren Längenwachsthum wesentlich auf Tagesstunden, in denen die in den Höhen intensivere Insolation die Längsstreckung der Internodien reducirt, die ja durch Dunkelheit begünstigt wird (vgl. II, § 30, 31).

Jahresperiode.

§ 25. Im Verlaufe des Wachsthums und im Entwicklungsgang überhaupt tritt bekanntlich bei den Pflanzen in unserem Klima eine jährliche Periodicität klar hervor. Allgemein wird im Winter das Wachsthum gehemmt oder so gut wie ganz sistirt, mögen nun die Holzpflanzen im Herbst ihre Blätter abwerfen oder immergrüne Gewächse sein. Aber auch in den mit unterirdischen Theilen perennirenden und in einjährigen Pflanzen kommt ebenso eine winterliche Ruhezeit zu Wege. Der im Herbst gereifte Samen der annuellen Pflanzen ruht ja im Winter, um erst im Frühjahr eine ausgiebige Entwicklung aufzunehmen.

Es ist aber keine allgemeine Eigenschaft der Pflanzenwelt, dass in der grossen Periode des Entwicklungsganges jährlich einmal ein Stillstand eintritt. Denn viele perennirende tropische Gewächse bilden in ihrer Heimath während des ganzen Jahres Blüthen und Blätter, und voraussichtlich erfährt bei diesen das Längen- und Dickenwachsthum der Stengel- und Wurzeltheile keine jährliche Unterbrechung. Ebenso sind in solchem Klima kurzlebige Pflanzen in jeder Jahreszeit in den verschiedensten Stadien der Entwicklung zu finden. Indess auch in manchen tropischen Ländern macht sich eine relative Ruhezeit der Vegetation im Jahre bemerklich, und dieses scheint überall da zuzutreffen, wo eine trockene Jahreszeit entschieden hervortritt.

Schon unsere einheimischen Gewächse lehren, dass bei manchen nur die äusseren Verhältnisse direct eine Ruhezeit herbeiführen, während bei anderen eine solche auch dann eintritt, wenn die äusseren Umstände sie nicht dazu zwingen würden. So kann u. a. Bellis perennis zu jeder Jahreszeit zum Blühen gebracht werden, und bei Mangel einer kalten Jahreszeit würde diese Pflanze immer in allen Stadien der Entwicklung gefunden werden. Dieses gilt ebenso für die einjährige Stellaria media und überhaupt für alle Pflanzen, deren Samen sogleich nach der Reifung keimen können; ferner fällt eine von dem Klima unabhängige jährliche Ruhe für Schimmelpilze und andere Pflanzen weg, deren grosse Periode nur kurze Zeit umfasst.

Dagegen tritt bei vielen unserer einheimischen Holzpflanzen die Winterruhe auch dann ein, wenn sie in einem warmen Hause gehalten werden, und Eiche, Buche, Obstbäume u. a. verlieren in Madeira ihre Blätter, obgleich der dortige Winter im kältesten Monat eine Mitteltemperatur von + 15,4° C. bietet und viele heimische und tropische Pflanzen in dem feuchten Klima wäh-

rend des ganzen Winters üppig vegetiren [1]). Ebenso reicht in Nizza die Temperatur aus, um in vielen einheimischen Bäumen schon im Januar eine kräftige Entwicklung neuer Triebe anzuregen, während sich die Belaubung der Eiche, Buche, Ulme, Esche, Linde u. a. bis zum April verzögert [2]). Dem entsprechend können bei uns Eiche, Kirsche, Weiden u. s. w. nicht im Herbste durch Einbringen in Warmhäuser getrieben werden, während dieses späterhin im Winter gelingt, und zwar um so leichter und schneller, je mehr die Jahreszeit dem Frühjahr genähert ist. Ebenso verhält es sich mit vielen Zwiebeln und Knollengewächsen, auch mit manchen Samen, die erst gegen das Frühjahr hin keimen. Bei solchen Knospen, Zwiebeln, Samen ist also offenbar der Verlauf der grossen Periode ein solcher, dass nach der Bildung, aus inneren Ursachen, die grosse Curve eine gewisse Zeit parallel oder nahezu parallel der Abscissenachse verläuft, um erst weiterhin steiler aufzusteigen. Deshalb ist auch die Jahresperiode gesichert, wenn Knospen, Zwiebeln, Samen immer nur zu bestimmten Zeiten entstehen. Eine solche wiederkehrende Periodicität steht aber mit dem ganzen Entwicklungsgang der Pflanze im Zusammenhang, da bei perennirenden Pflanzen auch das Längen- und Dickenwachsthum der Triebe und Wurzeln im Winter einen Stillstand erfährt, selbst wenn klimatische Verhältnisse nicht dazu zwingen.

Einige Pflanzen indess, welche bei uns eine ausgesprochene, nicht allein direct von äusseren Verhältnissen abhängige Winterruhe besitzen, vegetiren in tropischen Ländern das ganze Jahr, und vielleicht bildet sich solches in einem geeigneten Klima häufiger aus, als es nach den bisherigen, nur beiläufigen Beobachtungen scheint. So trägt nach Humboldt [3]) die Rebe bei Cumaná (Venezuela) das ganze Jahr Blätter und Früchte, und dasselbe soll nach Harnier [4]) bei Chartum (Centralafrika) der Fall sein. Auf Ceylon ist unsere Kirsche zu einem immergrünen Baum geworden [5]), und auf Java tragen nach Junghuhn Pfirsiche und Erdbeere das ganze Jahr Früchte [6]). Auch blühen nach Hartung [7]) in Madeira die Pfirsichbäume theilweise schon im November, und wenn immerhin hier eine Jahresperiode bemerklich ist, so muss eben dieses Klima noch eine Regulation zu Stande bringen.

Eine klimatische Regulation ist aber überhaupt nöthig, damit in Madeira und ebenso bei uns Eiche, Buche u. s. w. eine zeitlich bestimmte Jahresperiode durchlaufen. Denn z. B. die Samen der Eiche [8]) können nach der Reife zu jeder Zeit keimen, und die Beobachtung im Freien kann leicht lehren, dass gleichzeitig Keimpflanzen sehr verschiedenen Alters gefunden werden, verschiedene Samen also zu ungleicher Zeit ihre Keimung beginnen. Wenn aber von dieser ab, ganz unabhängig von äusseren Verhältnissen, in jährlichen Intervallen eine Ruhepause sich wiederholte, müssten jederzeit belaubte und nicht belaubte In-

---

1) Heer, Bot. Ztg. 1852, p. 209; Schacht, Madeira u. Teneriffa, 1859; vgl. auch Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 832.

2) Nach Vaupell; vgl. Grisebach, Die Vegetation d. Erde 1872, Bd. 1, p. 274.

3) Nach de Candolle, Géographie botanique 1855, Bd. I, p. 392.

4) Citirt nach Linsser, Ueber d. period. Lebenserscheinungen, 2. Abth., p. 81; vgl. Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 841.

5) De Candolle, l. c., p. 391. 6) Linsser, l. c. 7) Askenasy, l. c., p. 834.

8) Kienitz, Bot. Centralblatt 1880, p. 52.

dividuen in einem Klima gefunden werden, welches keinen regulirenden Einfluss auf die Jahresperiode ausübt. Dieserhalb muss auch in Madeira das Klima für die Wendepuncte der Jahresperiode von Eiche u. s. w. bestimmend sein, mag nun die Ursache in dem Gang der Temperatur oder in dem Zusammengreifen verschiedener Factoren liegen.

Würden in einem möglichst gleichmässigen Klima die einen Individuen einer bestimmten Pflanzenart vegetiren, während andere Individuen sich in Ruhe befinden, so wäre damit eine von äusseren Verhältnissen unabhängige Fortdauer der Jahresperiode gekennzeichnet. Entscheidende Beobachtungen in dieser Richtung sind mir nicht bekannt, dagegen folgt aus den oben mitgetheilten Beobachtungen, nach denen Weinstock, Kirsche, Pfirsich immergrün wurden, dass sich auf die Dauer eine Jahresperiodicität in diesen Pflanzen nicht erhielt. Da nun in diesen Pflanzen bei uns eine von äusseren Verhältnissen unabhängige Jahresperiodicität entschieden besteht, so muss diese eine Nachwirkung des bisherigen zeitlichen Entwicklungsganges sein, welcher durch die jährlich gleichsinnig wiederholten äusseren Einwirkungen hervorgerufen wurde. Offenbar liegt hier ein ganz analoger Fall vor, wie hinsichtlich der Tagesperiode, und wie diese muss die Jahresperiode durch accumulirende Wirkungen inducirt sein. Sollte aber die Nachwirkung mit der Zahl der Schwingungen abnehmen, so würde die Jahresperiode soviel Jahre anhalten, als die Tagesperiode Tage umfasst, und somit sehr ausgedehnt sein können, da z. B. bei Helianthus tuberosus die inducirte tägliche Periodicität nach 14 Tagen noch nicht erloschen war.

Dieser zeitlichen Ausdehnung halber stösst deshalb jedenfalls die directe Beobachtung über allmähliches Erlöschen und Ausbilden der Jahresperiode auf erhebliche Schwierigkeiten. Indess ist kaum für gegebene Fälle an solcher allmählichen Ausbildung zu zweifeln, die einmal aus Obigem zu folgern ist, und wofür auch anderweitige Thatsachen sprechen, die in ganz analoger Weise hinsichtlich der täglichen Bewegungen beobachtet werden. Ein Erfolg der Nachwirkung ist es offenbar, wenn, wie de Candolle[1]) berichtet, importirte Pflanzen noch einige Jahre zu ungewöhnlicher Zeit blühen, ehe sie sich in dieser Hinsicht dem Klima der neuen Heimath angepasst haben. Ebenso zu deuten ist Knight's[2]) Beobachtung, nach welcher ein im Februar zum Blühen gebrachter Pfirsichbaum im folgenden Jahre ein Bestreben zeigte, früher als andere, nunmehr unter gleichen Bedingungen gehaltene Pfirsiche zu blühen. Analog sind auch die Mittheilungen Bouché's[3]), nach welchen durch wiederholtes Frühtreiben erzielt wird, dass in den folgenden Jahren Obstbäume zeitiger zum Blühen zu bringen sind, als andere, nicht dem künstlichen Frühtreiben unterworfene Pflanzen. Immerhin mag die ursprünglich inducirte jährliche Periodicität in manchen Pflanzen so inhärent geworden sein, dass sie in den uns zu Beobachtungen zu Gebote stehenden Zeiträumen als erblich erscheint. Leider fehlen Versuche, in wie weit sich die jährliche Periodicität unter constanten äusseren Verhältnissen durch Generationen erhält, Versuche, die wenigstens in einem geeigneten tropischen Klima ohne besondere Schwierigkeiten auszuführen wären.

---

1) Mémoir. présentés par divers savans 1806, Bd. I, p. 349.
2) Uebersetzt in Treviranus, Beiträge z. Pflanzenphysiol. 1811, p. 113.
3) Bot. Ztg. 1873, p. 618.

Mit dem Erlöschen der Jahresperiode verschwindet aber auch die im Winter eintretende Hemmung des Dickenwachsthums von Stengeln und Wurzeln, und es ist noch eine besondere Frage, ob zugleich die grosse Periode jeder einzelnen Knospe in dem Sinne modificirt wird, dass nunmehr eine nicht so ausgedehnte Ruhezeit wie zuvor eintritt. Nöthig ist solches nicht, um einen immergrünen Baum aus einer Kirsche u. s. w. zu machen, möglich ist indess eine solche Veränderung sehr wohl, da Entwicklungsgang und Gestaltung der Knospen mit dem Thätigkeitszustand der Pflanze zusammenhängt und mit diesem verändert werden kann. Es ist eine alte Erfahrung, dass Entlaubung und Entgipflung die zur Winterruhe bestimmten Knospen an manchen Holzpflanzen, auch an krautigen Pflanzen, schon im Laufe des Sommers zum Austreiben bringen kann [1], und neuerdings hat Goebel [2] erwiesen, dass sogar die Bildung der Knospenschuppen unterbleiben kann, wenn vor der Bildung dieser die im Entstehen begriffenen Knospen zur Weiterentwicklung angeregt werden. Ein solches Resultat erhielt Goebel mit verschiedenen Pflanzen, so mit Aesculus, Acer pseudoplatanus, Syringa vulgaris, Quercus robur und sessiliflora, Prunus padus. Bei letzterer Pflanze bedurfte es der Entgipflung, um ein Austreiben der Knospen zu erzielen, während bei Quercus robur und Acer campestre schon Entlaubung ausreichte. Ist aber aus inneren, indess durch äussere Verhältnisse indirect hervorgerufenen Ursachen die Entwicklungsperiode der Knospen variabel, so könnte sie wohl auch dann sich ändern, wenn die inducirte Winterruhe der Vegetation verschwindet. Erfahrungen in dieser Hinsicht liegen nicht vor, denn das thatsächlich an manchen Pflanzen ohne eine Verletzung zutreffende Austreiben von Knospen im Herbst lässt sich als ein entscheidendes Argument nicht heranziehen.

Als der wesentlich die Jahresperiode hervorrufende, resp. regulirende Factor kommt in unserem Klima jedenfalls in erster Linie der jährliche Gang der Temperatur in Betracht, während die in die trockene Jahreszeit eines tropischen Klimas fallende Ruhe wohl wesentlich durch relativen Wassermangel hervorgerufen sein dürfte. Indess mögen auch andere auf die Thätigkeit der Pflanze influirende Factoren gleichzeitig mehr oder weniger bestimmend mitwirken, und in diesem Sinne mag auch die mit den Jahreszeiten veränderliche Beleuchtung eine Rolle spielen, da ja von dieser u. a. die Production organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser abhängt. Sollte in dem stets feuchten Klima Madeira's die Wärmevertheilung der Hauptregulator der Jahresperiode sein, so muss eben die Hebung und Senkung einer jährlichen Temperaturcurve entscheidend werden, welche bei einer Mitteltemperatur von 15,4° C. im kältesten Monat Januar, und einem Monatsmittel von 21,8° C. im September [3] überhaupt nur mässige Extreme bietet und nie so weit sinkt, dass die Entwick-

---

1) De Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. 1, p. 437; Treviranus, Physiol. 1835, p. 299; Nördlinger, Forstbotanik 1874, Bd. 1, p. 156; Bouché, Bot. Ztg. 1873, p. 621; Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 828; Potonié, Ueber den Ersatz erfrorener Frühlingstriebe, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Brandenb. Bot. Vereins 1880, Bd. 22, p. 79. — Andere Lit. ist in den genannten Arbeiten citirt. Der sogen. Augusttrieb gehört hierher.

2) Bot. Ztg. 1880, p. 804—810.

3) Schacht, Madeira und Teneriffa 1859, p. 8. Vgl. auch Grisebach, Vegetation d. Erde 1872, Bd. I, p. 272.

lung einer im wachsthumsfähigen Zustand befindlichen Pflanze unmöglich gemacht wird. Es handelt sich dabei denn auch nicht um Effecte plötzlicher Temperaturschwankungen (vgl. II, § 28), sondern um den hauptsächlichen Gang der jährlichen Temperaturcurve, die täglich secundäre Maxima und Minima aufzuweisen hat[1]).

Diese Discussion sollte nur dazu dienen, die Schwierigkeiten des hier vorliegenden Problems anzudeuten. Eine bestimmte Einsicht ist derzeit um so weniger zu gewinnen, als Versuche, die wenigstens einiges Licht verbreiten könnten, fehlen. So lässt auch eine verschiedene Deutung ein ohnehin nur vereinzelt angestelltes Experiment von Knight[2]) zu, in welchem ein im Herbst in ein Treibhaus gestellter Weinstock die winterliche Ruhe bewahrte, während ein im Winter aus dem Freien in denselben Raum gebrachtes Exemplar austrieb. Der schon im Herbst in das Treibhaus gestellte Weinstock wurde indess auch zur Entwicklung gebracht, als er einige Zeit in der Kälte verweilte und dann wieder in das Gewächshaus kam, so dass hier die Temperaturschwankung als solche den Anstoss zu einer Entwicklung abgab.

Die Jahresperiodicität der Pflanzen ist bisher entweder als erblich[3]) oder als von äusseren Verhältnissen unmittelbar abhängig aufgefasst worden[4]). Die obige Darstellung lehrt, dass, wenigstens für bestimmte Beispiele, keine dieser Anschauungen vollkommen zutrifft, vielmehr ein analoger Fall wie in der täglichen Periodicität vorliegt[5]). Eine weitergehende Zergliederung der Frage wird übrigens in der vorliegenden Literatur vermisst. Wir haben uns hier naturgemäss nur an die Ursachen der Jahresperiode gehalten, ohne nachzuforschen, ob die abwechselnde Ruhe und Thätigkeit für die Pflanze von Nutzen ist. Auch über diesen Punct liegen noch keine bestimmten Erfahrungen vor. Denn die unterbleibende Fruchtbildung des in Ceylon immergrün gewordenen Kirschbaums und der meisten in British Guiana cultivirten europäischen Obstbäume[6]) kann auch durch andere Ursachen veranlasst sein. Dieses gilt auch hinsichtlich der Beobachtung H. Hoffmann's[7]), dass bei künstlichem frühzeitigen Treiben, also bei Entwicklung zu ungewöhnlicher Zeit, die Blüthen des Schneeglöckchens leicht zu Grunde gehen, und der Erfahrungen anderer Forscher[8]), dass Bäume im Allgemeinen durch Frühtreiben geschwächt werden.

Frühtreiben. Nach alter gärtnerischer Erfahrung entfalten viele Pflanzen, wenn sie unverletzt oder wenn ihre abgeschnittenen Zweige in genügend hohe Temperatur kommen, ihre Laub- und Blüthenknospen im Herbst nicht oder doch nur sehr allmählich, während sie zum Theil schon im Januar oder auch erst im Februar, im Allgemeinen am leichtesten unmittelbar vor der Zeit getrieben werden können, in welcher in der Natur ihre Entwicklung beginnt. Eine spezielle Untersuchung mit Blüthenknospen der Süsskirsche stellte Askenasy[9]) an, indem abgeschnittene Zweige, in Wasser eingestellt, in einem Treibhaus bei 15—20° C. gehalten wurden. Wägungen und Messungen an den verwandten Knospen zeigten, dass zwischen dem 4. und 20. December eine nur sehr geringe, zwischen dem 23. December und 10. Januar eine schon merkliche Vergrösserung eintrat, und weiterhin die

---

1) Vgl. Grisebach, l. c., p. 281, auch Askenasy, l. c., p. 835.

2) Uebersetzt in Treviranus, Beiträge z. Pflanzenphysiol. 1811, p. 112. — Nach de Candolle (Physiol., Bd. I, p. 435) soll eine niedrige Wintertemperatur wenig Bedeutung für die Treibfähigkeit im Frühjahr haben.

3) So von Grisebach, l. c., Bd. I, p. 273 u. 279. Auch, so weit sich beurtheilen lässt, von Knight, l. c., p. 114.

4) Askenasy, l. c., p. 840.

5) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 42 Anmerkg.

6) R. Schomburgk, Reisen in British Guiana 1847, Bd. I, p. 45.

7) Botan. Jahresb. 1874, p. 762.

8) Vgl. Bouché, Bot. Ztg. 1873, p. 618.

9) Bot. Ztg. 1877, p. 824. — Es ist übrigens zu beachten, dass sich abgeschnittene Zweige vielleicht etwas anders als unverletzte Pflanzen verhalten.

Knospen zum Blühen gebracht werden konnten. Aehnliches scheint aus den wenig umsichtigen Versuchen Krasan's[1]) mit Salix nigricans, Evonymus europaeus und Prunus padus hervorzugehen. Forsythia viridissima und Cornus mascula konnte übrigens Askenasy schon im December zum Blühen bringen, und nach Duchartre[2]) entfaltete Syringa die Knospen schon im November, jedoch bei gleicher Temperatur um einige Tage langsamer, als im Januar. Bekanntlich sind gerade Forsythia und Cornus mas sehr frühzeitig blühende Pflanzen, die gelegentlich auch schon in einem milden Herbst ihre Blüthen entfalten.

Ein solches Verhalten erklärt sich daraus, dass die grosse Curve der Knospen der Kirsche u. s. w. längere Zeit einen sehr flachen Verlauf hat und dieserhalb auch unter den besten äusseren Bedingungen die Knospen nur langsam wachsen. Ein absoluter Stillstand, sofern nicht äussere Umstände dazu zwingen, dürfte hierbei kaum eintreten, obgleich augenscheinlich während der Bildungszeit das Wachsthum schneller von statten ging, als während der folgenden Ruhezeit[3]).

Ganz analog verhält es sich mit der Ruhezeit von Knollen, Zwiebeln und überhaupt vielen unterirdisch perennirenden Pflanzentheilen. Wenn u. a. Kartoffeln in Kellerräumen, deren Temperatur nicht wesentlich schwankt, erst im Frühjahr, und zwar dann energisch wachsende Triebe bilden, so kann dieses nur durch eine in der Entwicklungsperiode begründete Ursache veranlasst sein[4]). Ebenso ist es bekannt, dass Zwiebeln von Hyacinthen, Tulpen u. s. w. im Herbst schwer oder gar nicht zu treiben sind. Wesentlich mehr, als die Existenz solcher zunächst langsamen Entwicklung lehren auch einige Versuche Krasan's[5]) mit Knollen von Colchicum autumnale, Crocus und Corydalis solida nicht, in denen entsprechend sich ergab, dass durch Erhöhung der Temperatur ein Austreiben nicht jederzeit erzielt werden kann.

Ferner gehört hierher die Eigenschaft mancher Samen, erst im folgenden Jahre zu keimen. In einigen Fällen, so bei Eranthis hiemalis nach G. Haberlandt und bei Ranunculus ficaria nach Irmisch, beruht dieses darauf, dass nach Ablösung der Mutterpflanze sich der Embryo erst längere Zeit auf Kosten des Endosperms vergrössert, ehe er befähigt wird, die Samenschale zu durchbrechen[6]). Thatsächlich tritt hier kein absoluter Stillstand des Wachsens ein, und vielleicht gilt dieses allgemein für die, trotz geeigneter Bedingungen, erst nach gewisser Zeit keimenden Samen. Dahin gehören nach Kienitz[7]) die Samen der Weisstanne und der Buche, weiter auch die Samen der Hainbuche, Esche, Zirbe, welche letztere unter den günstigsten Bedingungen nur ganz vereinzelt im ersten Jahre keimen. Uebrigens bewirken auch noch besondere, z. Th. noch nicht näher ermittelte Ursachen[8]), dass die Keimzeit ziemlich weitgehende individuelle Unterschiede ergibt[9]). Auf Beobachtungen, die für Fortpflanzungsorgane gewisser niederer kryptogamischer Gewächse eine Ruhezeit wahrscheinlich machen, soll hier nicht weiter eingegangen werden. Die meisten Pilzsporen sind übrigens nach H. Hoffmann[10]) sogleich nach ihrer Bildung keimfähig.

---

1) Beiträge zur Kenntniss d. Wachsthums d. Pflanzen, 1873. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 67, Abth. I.

2) Vgl. Askenasy, l. c., p. 826.

3) Ueber Bildungszeit der Baumknospen vgl. Mohl, Bot. Ztg. 1844, p. 90. Ferner Geleznoff, Bullet. d. l. soc. impér. des Nat. d. Moscou 1851, Bd. 24, p. 134; Askenasy, l. c., p. 793. Die beiden letzteren Forscher stellten auch Messungen über die allmähliche Vergrösserung ruhender Knospen an.

4) So fasste auch de Candolle die Sache auf, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. 1, p. 428. — Die Entwicklung beginnt übrigens nach individuell verschiedener Ruhezeit, vgl. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 244.

5) Beiträge zur Kenntniss d. Wachsthums d. Pflanzen, 1873. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 77, Abth. I, 6. März u. 8. Oct.

6) G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 50.

7) Botan. Centralblatt 1880, p. 52.

8) Bildung von Diastase kann kaum eine primäre Ursache sein, da dieses Ferment sich auch in ruhenden Pflanzentheilen findet. Vgl. § 56.

9) Thatsachen bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 352; Detmer, Physiol. d. Keimungsprozesses 1880, p. 525. Auch de Candolle, l. c., Bd. 2, p. 302 u. 306. Viele Samen können übrigens sogleich keimen.

10) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 332.

Bei der Entwicklung im Freien ist natürlich der Verlauf der Jahresperiode immer von den jährlich variablen klimatischen Verhältnissen mit abhängig, und wenn z. B. das aus inneren Ursachen angestrebte Wachsthum durch niedere Temperatur oder Trockenheit gehemmt ist, wird hierdurch im Frühjahr eine Verspätung im Entwicklungsgang der Vegetation erzielt. Es ist eine bekannte Erscheinung, dass dieserhalb Blüthen und Blätter in einem Jahre früher als im anderen erscheinen, und dass manche Pflanzen mit kürzerer winterlicher Ruhezeit ihre Knospen schon im Spätherbst entfalten, wenn dieser genügend warm ist[1]). Theilweise wenigstens dürften gleiche klimatische Gründe verursachen, dass in Madeira, überhaupt in wärmeren Gegenden, die Ruhezeit der Buche, Eiche u. s. w. etwas abgekürzt ist. So beträgt nach Heer[2]) die Ruhezeit der Buche in Madeira 149 Tage, d. h. durchschnittlich 45 Tage weniger, als in der Schweiz. Beginnt aber die grosse Curve zu steigen, so kann, trotzdem die äusseren Verhältnisse ungünstiger werden, das Wachsthum eine Beschleunigung aufweisen. So fand Askenasy[3]) in den im Frühjahr sich entfaltenden Knospen eine Steigerung des Wachsens, obgleich die Temperatur zurückging. Ebenso ist es eine Folge der aus dem Verlaufe der grossen Periode entspringenden Wachsthumsbeschleunigung, wenn im Frühjahr ohne eine Erhebung der Temperatur die Belaubung beginnt oder in tropischem Klima Bäume ausschlagen, obgleich die trockene Jahreszeit, in welcher eine Ruhe eintrat, fortdauert[4]).

Sind die Glieder eines Pflanzenkörpers in verschiedener Weise den klimatischen Einflüssen ausgesetzt, so wird dieserhalb auch ihr jährlicher Entwicklungsgang Differenzen bieten. Seit lange ist bekannt, dass die im Winter in ein Gewächshaus eingeführten Zweige eines Baumes austreiben, während die im Freien gebliebenen Aeste noch ruhen[5]). In der Natur befinden sich aber die im Boden steckenden Wurzeln gleichfalls in einem anders temperirten Medium, als die oberirdischen Pflanzentheile, und theilweise wenigstens wird hierdurch, sowohl direct als indirect, die abweichende Jahrescurve des Wurzelwachsthums bewirkt werden. Während in Stämmen und Aesten der Holzgewächse das Dickenwachsthum im Laufe des Sommers ein Maximum erreicht und früher oder später im Herbst zum Stillstand kommt[6]), hält dasselbe in den Wurzeln der Bäume vielfach bis tief in den Winter hinein an. Nach Mohl[7]) erreicht die Ausbildung eines Jahresringes einen Abschluss bei der Eiche Ende Februar, bei der Esche im März, bei Kirsche und Apfel im April, und da die Entwicklung des folgenden Holzringes durchschnittlich im Mai oder Juni wieder beginnt, so tritt hier überhaupt nur während kurzer Zeit in der Wurzel ein Wachsthumsstillstand ein. Dieser ist etwas ausgedehnter in den Wurzeln der Nadelhölzer, die im Winter zeitiger ihr Dickenwachsthum einstellen. Auch Längenwachsthum und Neubildung der Wurzeln hört bei den Nadelhölzern nach Resa[8]) frühzeitiger auf, als bei Laubhölzern, in denen es bis tief in den Winter fortdauert und im Herbst sogar eine Steigerung zu erfahren scheint.

Ist die Jahresperiode von dem Klima abhängig, so muss unter differenten klimatischen Verhältnissen die inducirte und nachwirkende jährliche Periodicität verschieden ausfallen, und dieses im Verlaufe des jährlichen Entwicklungsganges der in eine andere Gegend versetzten Pflanze bemerklich werden. In der That geht solches aus einigen Beobachtungen hervor. Nach Kienitz[9]) keimen unter gleichen Bedingungen die Samen derjenigen Individuen einer Baumart schneller, welche in kälterer Luft ihre Wohnstätte hatten. Ebenso liegen vielfache Beobachtungen vor, nach denen die aus dem Norden stammenden Getreidearten, die hier ihre Entwicklung in kürzerer Zeit durchlaufen, in einem wärmeren

---

1) Beobachtungen über die Belaubungs- und Blüthezeit der Pflanzen sind in sehr zahlreichen Schriften niedergelegt, die hier keine Berücksichtigung finden können.

2) Bot. Ztg. 1853, p. 210. 3) Bot. Ztg. 1877, p. 819.

4) Vgl. Grisebach, Die Vegetation d. Erde 1872, Bd. 2, p. 399; Ernst, Bot. Ztg. 1876, p. 38.

5) Duhamel, Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 209; Mustel, Traité d. l. végétation 1781, Bd. 2, p. 326; Göppert, Wärmeentwicklung 1830, p. 220.

6) Näheres Mohl, Bot. Ztg. 1844, p. 115. 7) Bot. Ztg. 1846, p. 314; 1862, p. 313.

8) Ueber die Periode d. Wurzelbildung 1877, p. 36.

9) Botan. Unters. von N. J. C. Müller 1879, Bd. 2, p. 41.

Klima durchschnittlich frühzeitiger reife Samen produciren, als die in diesem Klima dauernd cultivirten Sorten derselben Art, während das Umgekehrte zutrifft, wenn die Samen von Cerealien oder anderen Pflanzen in nordische oder in höher gelegene Gegenden kommen, in denen der Sommer abgekürzt ist. Es wird darnach also eine zweckentsprechende Anpassung an die klimatischen Verhältnisse erzielt, doch reichen die derzeitigen empirischen Beobachtungen nicht aus, um allgemeine Schlussfolgerungen zu ziehen oder die beobachteten Thatsachen allseitig zufriedenstellend zu erklären. Es ist deshalb auch hier nicht der Ort, weiter auf diesen Gegenstand einzugehen, indem doch nur z. Th. allerdings interessante Thatsachen registrirt werden können. Bei einer Erklärung dieser Phänomene ist übrigens wohl zu beachten, dass nicht nur das Zeitmaass der jährlichen Periodicität, sondern auch die Reactionsfähigkeit verschoben scheint, so dass die aus kälterem Klima stammenden Individuen noch bei niederen Temperaturgraden wachsen und ein tiefer liegendes Temperaturoptimum als die wärmerem Klima entnommenen Pflanzen haben[1]. Die Reactionsfähigkeit selbst muss aber wieder Einfluss auf die inducirt werdende Periodicität haben, und aus diesen Andeutungen ist ersichtlich, welche Schwierigkeiten entgegentreten, wenn es sich darum handelt, die angeregten Fragen auf die bestimmenden Ursachen zurückzuführen. Ein wirklich rationeller Versuch in dieser Richtung ist noch nicht gemacht, und bisher ist auch der Zusammenhang mit der Induction der Jahresperiode nirgends betont worden. — Die Existenz individueller Eigenheiten lehren sogleich Bäume derselben Art, welche unmittelbar nebeneinander stehen und sich nicht zu gleicher Zeit belauben und entlauben.

Temperaturcurven. Aus der Erwägung der für den Entwicklungsgang maassgebenden Eigenheiten ergibt sich leicht, dass eine einfache Beziehung zwischen der Temperatur und der Entfaltung der Knospen nicht zu erwarten ist. Denn selbst bei constanter Temperatur fällt das Wachsthum während der aufsteigenden Curve der grossen Periode für aufeinander folgende Zeiträume ansehnlicher aus, ist also verschieden ausgiebig für gleiche Mitteltemperaturen eines Tages und für alle hieraus abzuleitenden Zahlenwerthe, mögen diese Temperatursummen nun auf diesem oder jenem Wege gewonnen werden. Auch auf die Aufstellung einer complicirten Formel, welche die Schnelligkeit des Entwicklungsganges bei verschiedenen Temperaturgraden zu berechnen erlaubte, muss verzichtet werden, da die Pflanze in verschiedenen Entwicklungsphasen in ungleichem Grade von der Temperatur beeinflusst werden und die Abhängigkeit von dieser für die stets variable Entwicklungs- und Reactionsfähigkeit noch nicht formulirt werden kann. Wenn man erwägt, eine wie complicirte Formel schon nöthig ist, um die Beziehung zwischen der durch das Feuer entwickelten Wärme und der doch an sich unverändert bleibenden Dampfmaschine auszudrücken, so wird man wahrlich die Nutzlosigkeit der Bemühungen einsehen, eine rationelle Formel für zugeführte Wärme und die im Wachsthum ausgesprochene Leistung einer stets variablen Pflanze auf Grund derzeitiger Erfahrungen aufstellen zu wollen, und ferner erkennen, dass mit einfacher Summirung von Mitteltemperaturen oder deren Quadraten eine der Wahrheit entsprechende Beziehung zwischen Temperatur und Wachsthum nicht zu erzielen ist[2].

Ist nun schon, alle anderen äusseren Einflüsse constant vorausgesetzt, eine solche Temperaturformel nicht zu gewinnen, so gilt das in noch erhöhtem Grade für den Fall, dass auch andere Factoren variiren und stets andere Combinationen der das Wachsthum beeinflussenden Verhältnisse sich ergeben. Eine alleinige Berücksichtigung der freilich in unserem Klima im Frühjahr wesentlich für die Entwicklung bedeutungsvollen Temperatur ist schon an sich ein Fehler, und eine auf causale Erklärung der bewirkenden Ursachen ausgehende Wissenschaft vermag nichts Brauchbares mit den aus täglichen Mitteltemperaturen abgeleiteten Temperatursummen anzufangen. Einige wenige, bei gewünschter Constanz der Temperatur und mit Vermeidung anderer Variablen durchgeführte Experimente vermögen

---

1) Von Lit. nenne ich u. a. Linsser, Unters. über d. period. Erscheinungen d. Pflanzen, Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1867, VII sér., Bd. 11, u. 1869, VII sér., Bd. 13; Schübler, Die Pflanzenwelt Norwegens, 1873—75; Wittmack, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 613, u. 1877, Bd. 6, p. 999; Kienitz, l. c.

2) Die den obwaltenden Verhältnissen am meisten Rechnung tragende Formel ist die von Harting. Vgl. hierüber Sachs, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1872, Bd. 1, p. 179.

besser die Beziehung zwischen Temperatur und Entwicklungsgang zu kennzeichnen, als die nach Tausenden zählenden phänologischen Beobachtungen. Es ist deshalb hier auch keine Veranlassung, auf die Temperatursummen einzugehen, welche aus den im Freien angestellten phänologischen Beobachtungen und Thermometerablesungen abgeleitet wurden, und noch näher zu kritisiren, wie keine der nach verschiedenen Methoden gewonnenen Summen einen wissenschaftlich werthvollen Ausdruck vorstellt. Es ist auch längst bekannt, dass die nach dieser oder jener Formel berechnete Temperatursumme für die Entwicklung einer Pflanze wesentlich verschiedene Zahlen liefern kann, wenn Beobachtungen in verschiedenen Gegenden zu Grunde gelegt werden. Wie die Mitteltemperatur des Frühjahrs sich innerhalb bestimmter Grenzen hält, so kann auch wohl in einer Gegend für eine bestimmte Pflanze eine jährlich ziemlich übereinstimmende Temperatursumme herauskommen, ohne dass diese deshalb eine physiologisch werthvolle Bedeutung hat[1]).

Unter Beachtung der aus der inducirten Jahresperiode entspringenden Bestrebungen und der Abhängigkeit des Wachsthums von der Temperatur im Allgemeinen, werden immerhin manche bei der Belaubung im Frühjahr uns entgegentretende Entwicklungsvorgänge verständlich; doch können hier solche Besonderheiten nicht weiter behandelt werden. Warum bei niedriger Temperatur die Vegetation nicht vorwärts kommt, ist ja ohne Weiteres einleuchtend. Da ferner das Temperaturminimum der Pflanzen spezifisch different ist, so erklärt sich leicht, warum bei dauernd niedriger Temperatur einige Pflanzen sich zeitiger belauben als andere, die gleichzeitig oder vielleicht früher in einem andern Jahre ergrünen, in welchem zeitig warme Witterung eintrat.

Abstossung von Blättern und anderen Pflanzengliedern.

§ 26. Im Zusammenhang mit dem Entwicklungsgang der Pflanzen werden einzelne Theile lebendig oder nach vorausgegangenem Absterben abgestossen. Noch lebend trennen sich saftige Früchte, ferner Samen und Blüthenstaub von der Mutterpflanze, ebenso löst sich die männliche Blüthe von Vallisneria spiralis ab, um auf die Oberfläche des Wassers emporzusteigen, und auch nicht befruchtete Blüthen fallen bei manchen Pflanzen ab, während sie noch ein frisches Aussehen besitzen. Weiter vollziehen sich die zur Ablösung der Blätter unserer Laubbäume führenden Vorgänge allgemein während des Lebens derselben, und die Blätter mancher Bäume sind noch nicht abgestorben, wenn sie vom Baume abfallen. Bei nicht wenig Laubhölzern werden auch im Sommer gewisse Zweigspitzen mit den an ihnen sitzenden, noch frisch aussehenden Blättern abgestossen. Bei Coniferen dagegen sterben nach Höhnel zumeist diejenigen Zweiglein zuvor ab, welche fernerhin abgeworfen werden sollen[2]).

Die Ablösung lebendiger Pflanzentheile wird vermittelt durch Trennung lebendiger Zellen in gewissen Gewebezonen. In diesen, die bei den normal sich ablösenden Pflanzentheilen mehr oder weniger vorher bestimmt sind, beginnt theilweise, so gewöhnlich bei den Laubblättern, ein actives Wachsen der zuvor ruhenden Zellen, oder es kommt auch ohne solches, wie nach Mohl viel-

---

1) Im Näheren ist das Unzureichende der Temperatursummen dargelegt bei Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 370; Köppen, Wärme u. Pflanzenwachsthum 1870, p. 54. Vgl. auch Grisebach, Vegetation d. Erde 1872, Bd. 1, p. 277; Drude, Die Anwendung physiol. Gesetze zur Erklärung d. Vegetationslinien, 1876.

2) Die hauptsächlichste Kenntniss basirt auf Mohl's Arbeiten, Bot. Ztg. 1860, p. 1 u. 271. Fernere Mittheilungen brachten Wiesner, Unters. über die herbstliche Entlaubung, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1871, Bd. 64, Abth. I, p. 465; Höhnel, Ueber d. Ablösungsvorgang d. Zweige einiger Holzgewächse, Separatabz. aus Mittheil. d. forstl. Versuchswesens für Oesterreich; Brefeld, Jahrb. f. wiss. Bot. 1880, Bd. 12, p. 133.

fach bei Blüthen, ein Abwerfen zu Stande. Nach vollendeter Isolirung der lebendigen Zellen fand Mohl (l. c., p. 5) die Gefässbündel des Blattstiels von Catalpa noch unzerrissen, doch scheint nach Wiesner (l. c., p. 505) auch ein Zerreissen der Gefässbündel durch die Längsspannung erzielt werden zu können, welche durch entsprechendes Wachsthum in der Trennungszone erzeugt wird. Uebrigens haften manche Blätter, wie die der Buche, wohl wesentlich der Continuität der Gefässbündel halber, länger am Baume, ehe sie durch Wind oder andere mechanische Ursachen abgeworfen werden. Bei anderen, wie bei den Blättern von Robinia, Aesculus, beschleunigt die Wirkung des Gefrierens die Loslösung in der vorgebildeten Trennungszone (vgl. II, § 95). Die Ursache der Ablösung hängt hier und bei anderen lebendig sich ablösenden Theilen nicht vom Absterben der Zellen ab und somit auch nicht von der Bildung einer die Communication mit dem mütterlichen Organismus hemmenden Peridermschicht unterhalb der Ablösungszone, da solche Korkbildung ohnedies nicht immer und öfters erst nach nahezu vollzogener Trennung sich einstellt. Dagegen dürfte da, wo, wie bei Abstossung von Nadelholzzweigen, ein Absterben der Theile vorausgeht und eine bestimmte Trennungsschicht nicht gebildet wird, nach Höhnel (l. c., p. 10) eine abschliessende Korkschicht bedeutungsvoller sein, wohl wesentlich, indem sie das Absterben und Austrocknen beschleunigt.

Das Abstossen bestimmter Theile, das im Entwicklungsgang zu gewissen Zeiten normal eintritt, kann aber auch vielfach zu beliebiger Zeit durch abnorme äussere Verhältnisse veranlasst werden. So fand Mohl (l. c., p. 273) die Blätter verschiedener Pflanzen sich loslösen, als er beblätterte Zweige in eine Blechkapsel einschloss. Offenbar spielt hier eine wesentliche Rolle die Lichtentziehung, die auch Vöchting[1]) als eine Ursache des Abwerfens grüner Blätter kennen lernte. Nach Wiesner (l. c., p. 502) soll ferner eine gewisse Wasserarmuth die Bildung der Trennungsschicht beschleunigen.

Jedenfalls vermögen verschiedene abnorme Umstände zu einer Trennung zu führen. Denn u. a. werden manche nicht befruchtete Blüthen abgestossen, ebenso öfters Blattstiele, deren Lamina entfernt wurde[2]), und das oberhalb der letzten Knospe eines Stecklings befindliche Zweigstück pflegt abzusterben und öfters abzufallen[3]). Nach diesen und anderen Erfahrungen scheinen überhaupt vielfach die zu fernerer Thätigkeit nicht mehr bestimmten oder geeigneten Glieder mit oder vor dem Absterben abgestossen zu werden. Ueber den inneren Zusammenhang, der zu diesem zweckentsprechenden Erfolg führt, liegen noch keine Erfahrungen vor.

Die Loslösung lebender Zellen voneinander wird voraussichtlich bei dem Blattfall u. s. w. durch die gleichen Mittel erreicht, welche so vielfach in Geweben zu partieller oder totaler Trennung der Zellen führen. Es bedarf deshalb auch nicht der von Wiesner ausgesprochenen Annahme, dass die im Herbst reichlicher entstehenden organischen Säuren die Trennung der Zellen vermitteln.

---

1) Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 232. 2) Vöchting, l. c., p. 233.
3) Knight, Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1811, p. 149; Hartig, Bot. Ztg. 1862, p. 82; Vöchting, l. c.

Abschnitt III. **Einfluss äusserer Verhältnisse.**

§ 27. In der Einleitung dieses Buches ist zur Genüge hervorgehoben, dass innere Eigenschaften der Pflanze, resp. ihrer Glieder, darüber entscheiden, ob überhaupt Wachsthum stattfindet und welcher Art die durch dieses erreichte Gestaltung ist, dass es aber stets einer Wechselwirkung mit der Aussenwelt bedarf, um die allgemeinen Bedingungen für Wachsthum und Thätigkeit überhaupt herzustellen. Denn z. B. ohne Zufuhr von Nährstoffen und ohne die genügende Temperatur vermag eine Pflanze nicht zu wachsen, und das Ausmaass dieser und anderer auf das Wachsthum influirender Factoren regulirt letzteres nach Zeit und Maass. Thatsächlich fällt deshalb die Gestaltung der Pflanze und ihrer Glieder nicht ganz übereinstimmend aus bei verschiedenen Individuen, welche unter ungleichen äusseren Bedingungen cultivirt werden. Doch wird damit der wesentliche Charakter der Pflanze und jedes einzelnen Gliedes, überhaupt der eigentliche Kern erblicher Merkmale, nicht vernichtet und die unter differenten Bedingungen gesetzmässig erzielbaren Abweichungen kehren in den Nachkommen der so cultivirten Individuen nicht wieder, wenn mit Herstellung gleicher äusserer Bedingungen die Ursache der differenten Gestaltung wegfällt.

Von äusseren Bedingungen influiren aber nicht nur solche auf das Wachsthum, welche für dessen Realisirung nothwendig erfüllt sein müssen, sondern auch Eingriffe, deren es zum Gedeihen der Pflanze nicht nothwendig bedarf. Uebrigens kann die für eine Pflanze nothwendige Bedingung für eine andere entbehrlich sein, und ausserdem werden durch einen unentbehrlichen Factor ausser den nothwendigen Einflüssen auch wohl solche erzielt, die für das Fortkommen der Pflanzen kein unbedingtes Erforderniss sind.

Unentbehrlich für alle Pflanzen ist Zufuhr von Nährmaterial, von Wasser und die Herstellung einer gewissen Temperatur. Bekanntlich wachsen ja ausgetrocknete oder bei zu niedriger, übrigens spezifisch verschiedener Temperatur gehaltene Pflanzen nicht, auch wenn genügendes Nährmaterial geboten ist, welches im Folgenden als eine gegebene Bedingung vorausgesetzt wird. Die auf Gewinn organischer Nahrung aus Kohlensäure und Wasser angewiesenen chlorophyllführenden Pflanzen bedürfen eben dieserhalb des Lichtes, das wenigstens für manche chlorophyllfreie Pflanzen entbehrlich ist, übrigens nicht für alle, da gewisse grüne und nicht grüne Pflanzen, trotz vorhandenen Nährmaterials, im Dunkeln nicht oder nur beschränkte Zeit wachsen. Die Eigenschaft der Schimmelpilze, ohne gewisse für andere Pflanzen nothwendige Aschenbestandtheile fortzukommen, ist in § 50 (Bd. I) mitgetheilt. Ebenso ist aus Früherem (Bd. I, Kap. VIII) bekannt, dass Gährungsorganismen, sofern genügende Gährthätigkeit ermöglicht ist, des in jedem andern Falle unentbehrlichen Sauerstoffs nicht bedürfen.

Im Allgemeinen üben aber in der Natur auch andere als die absolut nothwendigen Einwirkungen einen Einfluss auf das Wachsen aus, und hierdurch werden vielfach für den Organismus unter den gegebenen Verhältnissen vortheilhafte Erfolge angeregt. Dahin zählen u. a. geotropische Beugungen, ohne die nöthigenfalls eine Pflanze gedeihen könnte, ebenso verschiedene durch Druck und Verletzung erzielte Wachsthumsvorgänge. Wie ein für eine Pflanze noth-

wendiger Factor zugleich entbehrliche Vorgänge veranlasst, lehren z. B. die Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen. Denn für die Pflanze ist nicht absolut erforderlich, dass sie in Folge der Verdunklung in der Nacht schneller als am Tage wächst und heliotropische Krümmungen ausführt. Ebenso ist nicht absolut nothwendig das durch Temperaturschwankungen erzielte wiederholte Oeffnen und Schliessen gewisser Blüthen.

Mechanisch genommen, wird durch die äusseren Einflüsse der Vorrath an Spannkraft oder lebendiger Kraft vermehrt, oder es wird vorhandene Spannkraft durch auslösende Wirkung in Action gesetzt. Es gelten diese in der Einleitung allgemein betrachteten Gesichtspuncte auch für die das Wachsthum vermittelnden und beeinflussenden Vorgänge, und es wird in jedem einzelnen Falle das Bestreben der Forschung sein müssen, im Näheren zu bestimmen, in welcher Art eine Einwirkung und ihr Erfolg zu Stande kommt. Ausser der zu diesem führenden mechanischen Vermittlung wird auch die unmittelbare Wirkung des influirenden Agens, eventuell die Reihe von Vorgängen, welche letzteres mit der mechanischen Leistung verkettet, zu ermitteln sein. Dabei kann das gleiche Agens gleichzeitig mechanische (übertragende) und auslösende Wirkungen zu Stande bringen. So ist die in der producirten organischen Substanz aufgespeicherte Spannkraft der Arbeitsleistung des Lichtes äquivalent, während die Verlangsamung des Wachsthums durch Beleuchtung und die heliotropische Beugungen in Folge auslösender Wirkung des Lichtes zu Stande kommen. Die Einkrümmung der Ranken, resp. die geotropischen Beugungen von Pflanzentheilen sind Erfolge der auslösenden Wirkung eines Druckes, resp. der Schwerkraft, ausserdem wirkt aber auch ein Gegendruck nach Maassgabe seines mechanischen Aequivalentes hemmend auf das Wachsthum, und in solchem mechanischen Sinne kommt auch der durch das Gewicht der Zweige eines Baumes erzielte Zug als ein das Wachsthum hemmender oder fördernder Factor in Betracht.

Durchgehends ist das Wachsen, wie alle Thätigkeit der Pflanze, von einer Anzahl äusserer Umstände abhängig und ein Stillstand wird nothwendig auch dann schon herbeigeführt, wenn nur eine der nöthigen Bedingungen nicht in gehörigem Ausmaasse geboten ist, wenn etwa zu wenig Wasser in der Pflanze vorhanden oder die Temperatur zu gering ist. Daraus ergibt sich von selbst, dass der Erfolg eines influirenden Agens von den übrigen influirenden äusseren Bedingungen abhängig ist, und dieses gilt allgemein, gleichviel, ob wir nothwendige oder entbehrliche Einwirkungen ins Auge fassen. Denn mit der Temperatur, dem Wassergehalt u. s. w. wird die Reactionsfähigkeit der Pflanze verändert und bei niederer Temperatur wird z. B. das Wachsthum durch Beleuchtungswechsel oder durch Contact nicht in so hohem Grade beschleunigt oder verlangsamt (wenigstens nicht absolut), als es bei höherer Temperatur an derselben Pflanze der Fall gewesen wäre.

Wird aber durch den Einfluss eines Agens die Receptivität einer Pflanze oder eines Pflanzengliedes auch nur in quantitativer Hinsicht modificirt, so muss bei gleichzeitiger Variation zweier oder einiger Factoren nicht nothwendig genau ein solcher Erfolg herauskommen, wie er sich als Resultante dann ergeben hätte, wenn die durch jede einzelne Einwirkung erzielte Leistung unabhängig von dem durch eine andere Einwirkung erzielten inneren Zustand der Pflanze wäre. Unmittelbar ist es klar, dass bei Constanz aller übrigen Verhältnisse ein

Lichtwechsel einen ausgiebigeren Erfolg erzielt, als wenn gleichzeitig durch Verminderung der Temperatur oder des Wassergehaltes oder beider die Pflanze unempfindlicher gemacht wird. Tritt auch in anderen Fällen eine solche gegenseitige Beeinflussung nicht so klar hervor, so muss sie doch als möglich überall ins Auge gefasst werden, und so kann z. B. auch nicht a priori behauptet werden, dass das Licht eine gleiche heliotropische Krümmungskraft erstrebt, wenn diese für sich allein oder gleichzeitig mit einer geotropischen, sei es nun gleichsinnigen oder entgegengesetzten Wirkung zur Geltung kommt. Existiren aber solche gegenseitige Beeinflussungen, so muss im Allgemeinen immer bei bestimmten Combinationen, also bei bestimmten Relationen der wirksamen Factoren, eine maximale Leistung erzielt werden.

Immer aber ist es eine wichtige Aufgabe, zu ermitteln, welchen Einfluss, bei Constanz der übrigen Verhältnisse, die Variation eines Factors auf das Wachsen hat, und in solchem Sinne ist es auch zu nehmen, wenn schlechthin von dem durch Senkung der Temperatur, Licht u. s. w. erzielten Erfolge gesprochen wird. Zu dem Ende ist einmal die Abhängigkeit des Wachsthumsverlaufs von einem Agens nach Maass und Zahl zu bestimmen und naturgemäss müssen eventuell die Grenzen markirt werden, die nicht überschritten werden dürfen, wenn ein Stillstand des Wachsens nicht eintreten soll. Ein Stillstand wird ja jedenfalls dauernd erzielt, wenn durch extreme Wirkungen die Pflanze getödtet wird, aber auch ohne Verlust des Lebens kann die Pflanze unter Umständen in einen Starrezustand verfallen, aus dem sie mit Herstellung geeigneter Bedingungen zur Thätigkeit zurückkehrt. Wenn so durch Entziehung des Sauerstoffs, des Wassers, Herstellung niederer Temperatur das Wachsen zum Stillstand gebracht wird[1]), müssen noch nicht alle Functionen erloschen sein, und z. B. im sauerstofffreien Raume dauern gewisse Thätigkeiten fort, wie die intramoleculare Athmung lehrt (I, § 74). Auch die Aufhebung der Reizbarkeit bei Fortdauer der periodischen Bewegungen, was in den allerdings nicht wachsenden Gelenken von Mimosa pudica durch Chloroform oder durch dauernde Erschütterungen erzielt werden kann, mag als ein evidentes Beispiel dafür angeführt werden, dass durch bestimmte Wirkungen nur einzelne Functionen sistirt werden. Alle Thätigkeit dürfte in der nur leblosen, aber nicht todten Pflanze wohl nur dann gänzlich zum Stillstand gebracht sein, wenn das Wasser entzogen oder durch niedere Temperatur in Eis verwandelt ist. Uebrigens vermag ein fortgesetzter Starrezustand, wie er durch Entziehung von Sauerstoff u. s. w. erreicht wird, unter Umständen zum Tode zu führen (II, Kap. X).

Insofern als das Ausmaass einer äusseren Einwirkung gewisse obere und und untere Grenzen nicht überschreiten darf, wenn Wachsthum vor sich gehen soll, dürfen wir von einem Minimum und Maximum des bezüglichen Agens reden. Mit Steigerung dieses nimmt zumeist das Wachsen vom Minimum ab zunächst zu, erreicht ein mehr oder weniger prononcirtes Optimum, um weiterhin wieder bis zum Maximum abzunehmen. Ein solches Verhältniss besteht gegenüber der Temperatur und, wo Licht zum Wachsen nöthig ist, auch sicher gegenüber diesem, da extreme Lichtwirkungen eine Tödtung herbeiführen. Ferner bedarf es eines gewissen Minimums anorganischer Nährstoffe, die indess,

1) Gewisse Pflanzen vermögen auch trotz Nährstoffvorrath im Dunkeln nicht zu wachsen.

in zu hoher Concentration geboten, das Wachsthum hemmen oder ganz sistiren. Dasselbe gilt für Kohlensäure und Sauerstoff, die beide bei genügender partiärer Pressung den Tod des Organismus herbeiführen (I, § 72). Allgemein ist indess hinsichtlich der Abhängigkeit bestimmter Functionen von äusseren Verhältnissen ein prononcirtes Optimum nicht nöthig. So scheint die Athmung mit der Temperatur bis an die Lebensgrenze zuzunehmen (I, § 73), und wenn es sich um die Wirkung der freilich das Wachsen überhaupt nicht fördernden Gifte handelt, so ist klar, dass wohl von einem zur Erzielung eines merklichen Effectes nöthigen Minimum und einem von der Pflanze ertragenen Maximum, nicht aber von einem Optimum die Rede sein kann.

Da die Reactionsfähigkeit von äusseren Verhältnissen abhängig ist, so wird mit diesen auch die Lage von Minimum, Maximum und Optimum mehr oder weniger variiren. Zur Bestätigung dieser Voraussetzung für concrete Fälle reichen die allerdings bis dahin spärlichen Erfahrungen aus. Besonders schlagend tritt uns eine solche Verschiebung hinsichtlich der ohne Nachtheil ertragenen Temperatur bei denjenigen Pflanzen entgegen, die ohne Tödtung ausgetrocknet werden können. Denn wasserfrei können solche Objecte selbst über 100° C., ohne Schaden zu nehmen, erhitzt werden, und eine Tödtung erfolgt bei um so niederer Temperatur, je mehr Wasser die Versuchspflanzen enthalten.

Der Erfolg einer äusseren Einwirkung macht sich entweder sogleich oder erst nach einiger Zeit bemerklich, und häufig bedarf es längerer Zeit, ehe die Pflanze einen den neuen Verhältnissen entsprechenden Gleichgewichtszustand ihrer Thätigkeit erreicht hat, umgekehrt geht dann aber die Pflanze auch nur allmählich auf die frühere Thätigkeit zurück, wenn die Ausgangsbedingungen wieder hergestellt wurden. Eine mehr oder weniger weitgehende Nachwirkung der bisherigen äusseren Einflüsse muss mit Veränderung dieser also überall bemerklich werden, wo Herstellung und Vergehen der den äusseren Eingriffen entsprechenden inneren Zustandsänderung Zeit in Anspruch nehmen. Es gilt dieses für beliebige Vorgänge in der Pflanze, um indess am Wachsen zu bleiben, erinnere ich an die Sprosspilze, die nach vorausgegangener Sauerstoffathmung in gewissen Gährflüssigkeiten einige Zeit bei vollkommenem Abschluss des Sauerstoffs zu wachsen vermögen. Weiter wird das Wachsthum durch Verdunklung nur allmählich beschleunigt, der so inducirte Zustand aber auch nur allmählich durch Beleuchtung gehemmt, so dass nach Zutritt des Lichtes oft noch längere Zeit eine Zunahme der Zuwachsbewegung zu bemerken ist (II, § 24). Weiter halten u. a. auch die inducirten geotropischen und heliotropischen Beugungen noch einige Zeit nach Aufhören der veranlassenden äusseren Ursache an (II, § 69).

Die Zeitdauer einer Einwirkung ist in verschiedenem Sinne von Bedeutung. So wird nicht selten mit längerer Fortdauer abnormer Zustände der Tod herbeigeführt, und eine fortgesetzte Lichtentziehung lehrt u. a., wie der im Wachsthum ausgesprochene Erfolg nicht der durch Verdunklung zuvor beleuchteter Pflanzen zunächst erzielten Beschleunigung des Wachsens entsprechen muss, denn vielfach erreichen die Blätter an etiolirten Pflanzen nur sehr geringe Grösse. Ferner wird bei nur allmählicher Induction eine nur kurzdauernde Wirkung eines äusseren Agens vielleicht keinen merklichen Erfolg erzielen, der indess durch Summation zu Stande kommen kann, wenn in nicht zu langen

Intervallen solche kurzdauernde Wirkungen aufeinander folgen. Die Entstehung der täglichen Wachsthumsperiodicität lehrt weiter einen Erfolg kennen, der durch Zusammengreifen von Nachwirkungen und den durch äussere Einflüsse neu erzielten Wirkungen erreicht wird.

Bedeutungsvoll kann auch die Schnelligkeit des Wechsels äusserer Verhältnisse sein, denn wie durch Stoss ein Eisenstab zerbrochen wird, der eine entsprechende allmähliche Belastung recht wohl zu tragen vermag, ist es auch für die Pflanze durchaus nicht immer gleichgültig, ob sie durch plötzlichen oder langsamen Wechsel äusserer Einwirkungen in Anspruch genommen wird. So kann durch schnelles Aufthauen eine gefrorene Pflanze getödtet werden, die bei langsamem Aufthauen am Leben bleibt. Durch plötzliche Temperaturschwankungen kommen an gewissen Blüthen Bewegungsvorgänge zu Stande, die bei gleich grossem, aber nur allmählichem Wechsel der Temperatur kaum merklich hervortreten. Uebrigens haben auch vielfach erhebliche und plötzliche Schwankungen als solche keinen auffallenden Einfluss auf die in ihrer Thätigkeit den neuen äusseren Bedingungen sich accommodirenden Pflanzen.

An einer Pflanze sind im Allgemeinen auf äussere Eingriffe hin qualitativ oder wenigstens quantitativ verschieden reagirende Theile vereinigt, wie die allgemeinsten Erfahrungen lehren, gleichviel, ob verschiedene Glieder unter sich, gleichwerthige Zuwachselemente in verschiedenen Entwicklungsstadien oder verschiedene Zellen desselben Gliedes miteinander verglichen werden. auch gilt dieser Unterschied ebensowohl hinsichtlich des hier zu behandelnden Wachsens, als anderer Functionen. Die ungleiche Reactionsfähigkeit verschiedener Glieder einer Pflanze lehren u. a. evident die positiv oder negativ geotropischen (oder heliotropischen) Krümmungen, durch welche der Stamm und die Hauptwurzel endlich in lothrechte, Seitenäste und Seitenwurzeln aber der Regel nach in eine zur Verticalen schiefwinklig gerichtete Stellung gebracht werden. Mit Durchlaufung der grossen Periode ändert sich in einem Zuwachselemente mit dem Entwicklungsstadium die Wachsthumsfähigkeit, von der hinwiederum das Ausmaass der durch äussere Eingriffe erzielten Hemmung oder Förderung der Zuwachsbewegung abhängt. Ferner kann aber auch die Wachsthumsfähigkeit successiver Zuwachselemente verschieden ausfallen, wie die horizontal wachsenden, in gewissen Entwicklungsstadien aber geotropisch sich aufwärts krümmenden Rhizome zeigen.

Der Anstoss zu einer veränderten Receptivität kann durch äussere Bedingungen veranlasst werden, durch die ja im Allgemeinen die Reactionsfähigkeit mehr oder weniger beeinflusst wird. Einige nähere Beispiele werden in den folgenden Paragraphen Erwähnung finden, und so sei hier nur an einen evidenten Fall erinnert, nämlich dass nach dem Decapitiren ein Seitentrieb den Hauptstamm eines Nadelholzes zu ersetzen vermag, indem derselbe durch gesteigerte geotropische Krümmungsfähigkeit es bis zur verticalen Aufrichtung bringt.

Die Eigenschaft wachsender Pflanzentheile, auf gleiche äussere Eingriffe spezifisch verschieden zu reagiren, nennen wir mit Sachs[1]) Anisotropie, benutzen übrigens dieses Wort zur Bezeichnung der ungleichen Reactionsfähigkeit

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 226.

im Allgemeinen, beschränken es also nicht auf die Fälle, in denen die differente Receptivität dadurch angezeigt wird, dass Organe gegenüber gleichsinnigen Einwirkungen (wie Stengel und Wurzel gegenüber der Schwerkraft) ungleiche Lagen im Raume als endliche Gleichgewichtslage erreichen. Demnach ist auch ein Blatt (mit Bezug auf Ober- und Unterseite) anisotrop, das gegen die Schwerkraft verschieden reagirt, je nachdem es mit seiner morphologischen Ober- oder Unterseite erdwärts gewandt wird, oder eine Ranke, deren eine Flanke allein durch Contact gereizt wird, ebenso können verschiedene Entwicklungsstadien eines Organs unter sich anisotrop sein.

Die inneren Dispositionen, vermöge deren eine Wurzel anders wie ein Stengel, eine Seitenwurzel anders als die Hauptwurzel reagirt, lassen sich aus der wahrnehmbaren Structur nicht ableiten. An anatomische Differenzen ist also die Anisotropie nicht nothwendig gekettet, doch pflegen u. a. Ober- und Unterseite von Blättern, Thallomen u. s. w. unter sich anisotrop zu sein, wenn sie sichtbare Structurunterschiede bieten. Die physiologische Bilateralität erfordert also nicht unbedingt eine morphologisch-anatomische Bilateralität, mit der indess Anisotropie Hand in Hand zu gehen pflegt[1]). Analoges gilt aber auch hinsichtlich des Gegensatzes zwischen Spitze und Basis der Pflanze oder eines Pflanzenorganes, ein Gegensatz, den wir morphologische, resp. physiologische Verticibasalität nennen können.

Eine in den Hauptzügen richtige Auffassung der Bedeutung äusserer Einflüsse auf Wachsthums- und Bewegungsvorgänge findet sich in Dutrochet's Schriften[2]). Aus der gesammten Darstellung, wie aus einzelnen Aussprüchen geht klar hervor, dass Dutrochet sich bewusst war, dass es eines gewissen Ausmaasses äusserer Bedingungen bedarf, um den Pflanzen die ihnen spezifisch eigenthümliche Thätigkeit und Reactionsfähigkeit zu ermöglichen. Gelegentlich wird auch hervorgehoben, dass bei Mimosen Beleuchtung einmal in diesem Sinne nöthig ist, und dass Licht ausserdem in der reactionsfähigen Pflanze noch besondere, durch die Bewegungen angezeigte Vorgänge anregt (l. c., p. 134). Auch bei Treviranus[3]) ist richtig zwischen inneren (subjectiven) und äusseren Ursachen des Wachsens unterschieden, die hemmend und fördernd eingreifen. In dieser Hinsicht wird freilich in vielen anderen Schriften die nöthige Klarheit vermisst, die in hervorragender Weise in den zunächst auf Bewegungsvorgänge bezüglichen Auseinandersetzungen von Sachs[4]) uns entgegentritt. Dieser hob namentlich auch hervor, wie schon bei Mangel einer einzigen äusseren Bedingung Starrezustände erzielt werden können, und wie, wenn der reactionsfähige Zustand vorhanden ist, die durch äussere Verhältnisse veranlassten Bewegungen (parato-

1) Diese Bezeichnung wurde von Sachs (l. c., p. 227) vorgeschlagen. Unter Bilateralität verstehe ich, wie Frank (Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 148), den Gegensatz zwischen zwei beliebigen Seiten, also sowohl zwischen Ober- und Unterseite, als zwischen rechter und linker Hälfte eines Blattes. Auch Sachs scheint Bilateralität jetzt (l. c.) in diesem weiteren Sinne zu nehmen. Vgl. dazu Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 208.

2) Namentlich in Rech. anat. et physiol. sur la structure intime d. animaux et d. végétaux 1824, p. 8—162. — Prinzipiell gleiche Gesichtspuncte gelten natürlich hinsichtlich des Verhältnisses zwischen äusseren Einwirkungen und anderen Vorgängen, als das Wachsen. Auf die Bewegungsvorgänge wird hier zugleich Rücksicht genommen, weil auch die ohne Wachsthum vermittelten häufig mit Rücksicht auf das Verhältniss zu äusseren Einwirkungen untersucht wurden.

3) Physiologie 1838, Bd. 2, p. 127, 141, 142.

4) Flora 1863, p. 449. Insofern Licht oder Wärme zur Herstellung des thätigen und reactionsfähigen Zustandes nöthig ist, spricht Sachs von einem Phototonus oder Thermotonus.

nische Bewegungen, Receptionsbewegungen[1])) zu unterscheiden sind von den aus inneren Ursachen entspringenden, den autonomen oder spontanen Vorgängen[2]).

Dutrochet hat auch richtig erkannt, dass äussere Eingriffe, wie Licht, Schwerkraft, Stoss u. s. w. spezifisch verschiedene Erfolge erzielen, insofern sie nur auslösende Wirkungen sind, auf welche der Organismus nach Maassgabe seiner spezifischen Qualitäten antwortet[3]). Der Vergleich mit den durch Nerven im thierischen Organismus übermittelten Reizen kann über diese richtige Auffassung keinen Zweifel lassen, sowie hieraus und aus anderen Stellen bestimmt hervorgeht, dass Dutrochet die durch das auslösende Agens direct erzielte Wirkung und den weiteren Erfolg der Auslösung, insbesondere auch die zur Ausführung eines Wachsthums- und Bewegungsvorgangs dienstbaren mechanischen Mittel getrennt hielt[4]). Das in dieser Hinsicht in der Einleitung Gesagte genügt zur Klarstellung des Sachverhaltes und lässt die Nothwendigkeit erkennen, einmal das Studium der mechanischen Mittel der Ausführung und ausserdem die auslösende Wirkung als solche, ferner die unter Umständen verwickelte genetische Verknüpfung zwischen beiden ins Auge zu fassen[5]). Die thatsächlich bestehende ungleiche Reactionsfähigkeit verschiedener Pflanzen und Pflanzentheile fordert aber spezifisch verschiedene innere Dispositionen, die eben, so weit und so lange sie keiner Erklärung zugänglich sind, als gegeben hingenommen werden müssen. Dem Wesen der Sache nach gilt hier also Aehnliches, wie hinsichtlich der Sinnesnerven der Thiere, die auch nur auf bestimmte Eingriffe und in spezifisch verschiedener Weise reagiren, resp. Thätigkeiten im Organismus auslösen[6]).

Im Folgenden wird zwar in erster Linie die Fortbildung vorhandener Organe ins Auge gefasst, doch ist öfters auch auf die ja gleichfalls durch Wachsthumsvorgänge vermittelten Neubildungen Rücksicht genommen. Ohnedies führen zuweilen äussere Eingriffe zu gleichem Erfolge, wenn es sich um Fortbildung gegebener oder erst zu bildender Anlagen handelt[7]). Nicht immer freilich dürfen Neubildung und Fortbildung gleichwerthig genommen werden, denn manchen Pflanzentheilen wird während ihrer Entstehung durch äussere Agentien und in Abhängigkeit von deren Angriffsart ein Complex von Eigenschaften inducirt, der für die fernere Reactionsfähigkeit bestimmend ist. Auf diese Thatsachen kommen wir erst in § 40 zu sprechen. Dagegen finden manche auffällige Erfolge äusserer Einwirkungen, wie Geotropismus, Heliotropismus, Einkrümmung der Ranken, periodische Bewegungen, hier nur ganz beiläufig Berücksichtigung, da diese Bewegungsvorgänge in besonderen Kapiteln behandelt werden.

A. Einfluss der Temperatur.

§ 28. Die hohe Abhängigkeit der Entwicklung der Pflanzen von der Temperatur ergibt sich schon aus den im Freien zu gewinnenden Beobachtungen. Ziemlich zahlreiche experimentelle Prüfungen haben dann im Näheren festgestellt, dass hinsichtlich der Zuwachsbewegung ein spezifisch und auch individuell verschiedenes Minimum, Optimum und Maximum besteht. Im Allgemeinen scheint die nach der Wachsthumsschnelligkeit bei verschiedenen Temperatur-

---

1) Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 2.

2) Vgl. übrigens auch Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 287, u. Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér., Bd. 20, p. 307.

3) Vgl. u. a. Dutrochet 1824, l. c., p. 107 u. 130. — In späteren Schriften und nicht selten bis in unsere Zeit sind auslösende Wirkungen und mechanische Vermittlung einer Action öfters in unbegreiflicher Weise verwechselt.

4) Senebier (Physikal.-chem. Abhandl. 1785, 2. Thl., p. 98) bemerkte, dass man wohl den Erfolg einer Lichtwirkung wahrnehme, indess nicht die directe Wirkung des Lichtes beobachte.

5) Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 203.

6) Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 282.

7) Vgl. Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 27, 66 u. a.

graden construirte Curve gegen die Abscissenachse hin convex gekrümmt, übrigens in der Gegend des Optimums concav gekrümmt zu sein. Einige Beobachtungen weisen auch auf secundäre Maxima der bezüglichen Curve hin, doch ist es fraglich, ob diese nicht den unvermeidlichen Versuchsfehlern entspringen.

Die Lage des Minimums bewegt sich innerhalb ziemlich weiter Grenzen. Denn während das Wachsthum mancher, insbesondere der aus warmen Ländern stammenden Pflanzen schon bei + 10—15° C. stille steht[1], vermögen andere Pflanzen noch bei 0° oder sogar bei etwas tieferer Temperatur zu wachsen. Ja das Wachsthum nicht weniger Algen hochnordischer Meere scheint bei 0° noch sehr ansehnlich zu sein, und auch manche alpine Pflanzen, die, wie Protococcus nivalis, auf dem Schnee leben oder, wie Soldanella, durch eine Schneedecke durchbrechen, müssen[2] so gut wie die im ersten Frühjahr bei uns blühenden Pflanzen jedenfalls die Fähigkeit haben, schon bei geringen Wärmegraden sich kräftig zu entwickeln. Ein freilich nur sehr geringes Wachsen kommt übrigens auch in anderen Pflanzen unserer Heimath, wie in Getreidearten, Ahorn u. s. w., noch bei 0° und bei wenig darüber liegender Temperatur zu Wege.

Die obere Temperaturgrenze des Wachsens scheint zumeist zwischen 35° und 46° C. zu liegen, ist jedoch nach verschiedenen Forschern für einige Pflanzen schon mit 25—30° C. erreicht. Bei hoch liegendem Maximum rückt die Wachsthumsgrenze so nahe an die zumeist mit 42—52° C. erreichte Tödtungstemperatur, das Ultramaximum, heran, dass vielleicht in manchen Fällen ein Stillstand erst mit dem Tode erzielt wird, während bei tieferer Lage des Maximums sicher ein Temperaturintervall bleibt, innerhalb dessen Wärmestarre das Wachsthum hindert. Bei Pflanzen eines warmen Klimas scheint das Maximum im Allgemeinen nicht höher zu liegen, als bei Pflanzen kälterer Gegenden, und es ist noch fraglich, ob vielleicht solchen Pflanzen ein geringeres Maximum zukommt, die an ihren natürlichen Standorten hohe Erwärmungen nicht auszuhalten haben[3]. Das Temperaturintervall, innerhalb dessen Wachsthum stattfindet, ist also bei hoher Lage des Minimums öfters erheblich verkleinert.

Das Optimum ist in den meisten Fällen zwischen 22—37° C. angegeben, und nach den vorliegenden Beobachtungen scheint mit einem hohen Minimum häufig eine hohe Lage des Optimums verknüpft zu sein. In dieser Richtung lässt sich übrigens eine allgemeine Gesetzmässigkeit nicht erkennen, und beispielsweise liegt nach Nägeli[4] das Optimum für noch bei 0° wachsende Spaltpilze bei 37° C. Mit solchem Hinaufrücken des Optimums fällt die Curve der Zuwachsbewegung steiler nach dem Maximum hin ab, und überhaupt scheint, vom Optimum ab gerechnet, gewöhnlich eine Temperaturzunahme das Wachsen stärker zu verlangsamen, als eine gleich grosse Temperaturabnahme unterhalb des Optimums.

---

1) Auf das relativ hohe Temperaturminimum der warmen Ländern entstammenden Pflanzen machte schon de Candolle aufmerksam, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 277. Vgl. auch Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 365, u. F. Haberlandt, Wiss.-prakt. Unters. auf d. Gebiete d. Pflanzenbaues 1875, I, p. 117.

2) Vgl. Kerner, Bot. Ztg. 1873, p. 437.

3) Vgl. Tietz, Ueber die Keimung einiger Coniferen u. Laubhölzer 1874, p. 29, u. G. Haberlandt, Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 58.

4) Die niederen Pilze 1877, p. 159.

Im Allgemeinen wird die Lage der fraglichen Cardinalpuncte der Temperatur eine der Gesammtheit der Lebensverhältnisse angepasste sein. Hinsichtlich der niederen Lage des Minimums der auf kaltes Klima angewiesenen Pflanzen, der oft höheren Lage des Optimums bei Pflanzen wärmerer Gegenden ist solches ja einleuchtend, und wenn so einfache Beziehungen anderweitig uns nicht entgegentreten, so darf nicht vergessen werden, dass zur richtigen Würdigung vortheilhafter Receptivität die Gesammtheit aller Functionen der Pflanzen und ihre gegenseitige Abhängigkeit ins Auge zu fassen ist. Von solchem allseitigen Gesichtspunct aus kann in der That, schon mit den heutigen Erfahrungen, es vortheilhaft für die Pflanze erscheinen, dass schon in unserem Klima bei starker Insolation die optimale Wachsthumstemperatur zeitweise überschritten wird; übrigens ist hier nicht der Platz, dieses Thema weiter auszumalen.

Bei verschiedenen Individuen und für verschiedene Glieder derselben Pflanze können die fraglichen Cardinalpuncte gewisse Verschiedenheiten bieten, endlich auch mit den Entwicklungsstadien und mit äusseren Bedingungen variiren; dies zu constatiren, reichen die freilich spärlichen Erfahrungen aus. Sachs [1]) beobachtete, dass die zur Keimung von Samen ausreichende Temperatur eine gedeihliche Entwicklung der Keimpflanzen nicht gestattet, und nach Wiesner [2]) ist das Mimimum der Sporenkeimung von Penicillium glaucum (1,5—2,5° C.) geringer, als das für Fortentwicklung des Micels nöthige Minimum (2,5—3° C.). Hierbei liegt zugleich das Optimum (26° C.; Maximum = 35—40° C.) höher, als bei der Sporenkeimung (22° C.; Maximum = 41—43° C.). Ausserdem ist hinsichtlich der veränderlichen Lage der Cardinalpuncte für verschiedene Glieder einer Pflanze kaum Sicheres bekannt [3]). Uebrigens dürfte bei manchen in früher Jahreszeit blühenden Pflanzen die zur Entwicklung ausreichende Temperatur bei niederen Wärmegraden erreicht sein, welche vielleicht den späterhin sich ausbildenden vegetativen Theilen nicht mehr genügen [4]).

Die Verschiebung der Cardinalpuncte unter gewissen veränderten äusseren Bedingungen ergibt sich aus den allgemeinen Erwägungen des vorigen Paragraphen als Nothwendigkeit. Von speziellen Thatsachen erwähne ich noch, dass die Vermehrung der Spaltpilze nach Nägeli [5]) in ungleich zusammengesetzten Nährlösungen bei verschiedenen Temperaturgraden aufhört, und nach Brefeld [6]) der Hut von Coprinus stercorarius bei Temperaturen unter 12° C. nur bei Beleuchtung, über 15° C. aber auch bei anhaltender Verfinsterung zur Ausbildung kommt. In § 25 (Bd. II) ist ausserdem mitgetheilt, dass die Cultur-

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 336.

2) Unters. über d. Einfluss d. Temperatur auf die Entwicklung von Penicillium glaucum, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1873, Bd. 67, Abth. 1, p. 9.

3) Vgl. de Vries, De invloed der Temperatur of de Levensverschijnseln der planten 1870, p. 96.

4) Vgl. Sachs, l. c., p. 369; Batalin, Botan. Jahresb. 1875, p. 591. Nach Batalin fallen die Blüthen mancher Frühlingsblumen ab, wenn die Knospen in höherer Temperatur getrieben werden. — Ueber Gestaltungsdifferenzen der bei verschiedener Temperatur erzogenen Keimpflanzen vgl. Sachs, Jahresb. d. Agrikulturchemie 1859—60, p. 98; Bialoblocki, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 441.

5) Theorie d. Gährung 1879, p. 91.

6) Botan. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, Basidiomyceten, p. 95.

bedingungen augenscheinlich auch in den nächsten Nachkommen eine etwas abweichende Reactionsfähigkeit induciren können.

In verschiedenen Phasen der grossen Periode wird im Allgemeinen dieselbe Temperaturänderung eine um so grössere absolute Hebung oder Senkung der Zuwachsbewegung erzielen, je ansehnlicher die Wachsthumsschnelligkeit wird. Dieses ergibt sich auch aus den von Sachs [1]) und Strehl [2]) beobachteten Thatsachen. Dagegen ist noch unbekannt, ob die Zuwachsbewegung in allen Phasen der grossen Periode immer proportional der Wachsthumsschnelligkeit beeinflusst wird, oder ob ein so einfaches Verhältniss nicht besteht.

Bei Temperaturschwankungen nehmen die Pflanzen gewöhnlich schnell die dem neuen Wärmegrade entsprechende Wachsthumsschnelligkeit an, so dass die Curve für diese mit der Temperatur steigt und fällt, so lange letztere unterhalb des Optimums bleibt [3]). Der Act des Temperaturwechsels scheint bei den meisten Pflanzen keinen bemerklichen Einfluss auf das Wachsen zu haben, bringt indess an Blüthen von Crocus, Tulipa und einigen anderen Pflanzen eine erhebliche Wachsthumsbeschleunigung zu Wege (II, § 59) und hat vielleicht, nach früher Mitgetheiltem (II, p. 110), auf die in Winterruhe befindlichen Pflanzen einen fördernden Einfluss.

Die von Köppen [4]) für Keimpflanzen behauptete Wachsthumshemmung durch Temperaturschwankungen hat dagegen Pedersen [5]) in seinen mit Vicia faba angestellten Versuchen nicht bestätigt gefunden. Da hierbei in $^1/_4$- oder 1stündigen Intervallen die Wurzeln aus warmem in kaltes Wasser übertragen wurden, so war der Wechsel allerdings ein plötzlicher, doch wurden nur Schwankungen zwischen 10—20° R. benutzt, und so ist nicht ausgeschlossen, dass bei Anwendung grösserer Temperaturextreme ein bemerklicher Einfluss zu Stande kommt.

Historisches und Methodisches. Nachdem Lefebure [6]) für keimende Samen von Raphanus sativus Minimum und Maximum der Temperatur constatirt hatte, wurden diese Extreme, sowie auch das Optimum für verschiedene Keimpflanzen von de Candolle [7]) sowie von Edwards und Colin [8]) verfolgt. Weiter wurde dann dieser Gegenstand von Sachs [9]) umfassend studirt und späterhin wurden von verschiedenen anderen Forschern weitere Beiträge geliefert. Am häufigsten sind hierbei Keimpflanzen zur Beobachtung gewählt.

In methodischer Hinsicht handelt es sich um Herstellung möglichst constanter Temperaturen, die lange Zeit erhalten werden müssen, wenn es sich um Ermittlung von Minimum und Maximum handelt, da hier Wochen und selbst Monate verlaufen können, ehe eine Fortentwicklung bemerklich wird. Die Grösse der Zuwachsbewegung in gleicher Zeit (mit Beachtung der grossen Periode) oder die zur Erreichung gleicher Entwicklungsstadien nöthige Zeit charakterisirt natürlich die relative Wirksamkeit verschiedener Wärmegrade. Muss höhere Temperatur lange Zeit constant gehalten werden, so wird man zumeist auf Thermostaten angewiesen sein, die in verschiedener zweckdienlicher Weise construirt sind. Ich beschränke mich darauf, den in Fig. 15 abgebildeten Apparat zu erwähnen, der bei

---

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. 1, p. 164.

2) Unters. über d. Längenwachsthum d. Wurzel u. s. w. 1874, p. 28.

3) Vgl. Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. 1, p. 164.

4) Wärme u. Pflanzenwachsthum, 1870.

5) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1874, Bd. 1, p. 563. Vgl. dazu Köppen, Botan. Jahresber. 1875, p. 778.

6) Expérienc. sur l. germination 1801, p. 124.

7) Pflanzenphysiol., übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 276.

8) Annal. d. scienc. naturell. 1834, II sér., Bd. I, p. 270, u. 1836, II sér., Bd. 5, p. 7.

9) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 338.

richtiger Handhabung während Wochen und selbst Monaten die Temperaturschwankungen auf $^1/_2$—1^0 C. einzuengen gestattet. Das cylindrische Zinkgefäss *z* hat innen die Pflanze aufzunehmen und ist zwischen den doppelten Wandungen mit Wasser gefüllt (Einguss bei *e*). Die übergestülpte Glocke dient zur Aufnahme eines Thermometers *t* und eines Thermoregulators *r*. Aus diesem gelangt das Gas in den Brenner *b*, der auch eine äusserst kleine Flamme zu benutzen gestattet. Um die aus den Druckschwankungen in der Gasleitung stammenden Oscillationen zu vermeiden, hat das Leuchtgas den übrigens vortrefflich regulirenden Druckregulator *d* zu passiren, ehe es in den Thermoregulator gelangt[1]). Natürlich können auch andere temperirte Räume verwandt werden, und für niedere Temperaturen haben Eiskeller und Quellen mit constanter Temperatur Verwendung gefunden. Weiter kann hier auf die Mittel, um bei bekannten Temperaturen makroskopisch und mikroskopisch zu beobachten, nicht eingegangen werden. Bei mikroskopischer Beobachtung in Anwendung gekommene Apparate sind bei Nägeli und Schwendener[2]) und namentlich bei Gscheidlen[3]) beschrieben. Für gewisse Zwecke vortrefflich ist eine einfache, von Velten[4]) angewandte Methode.

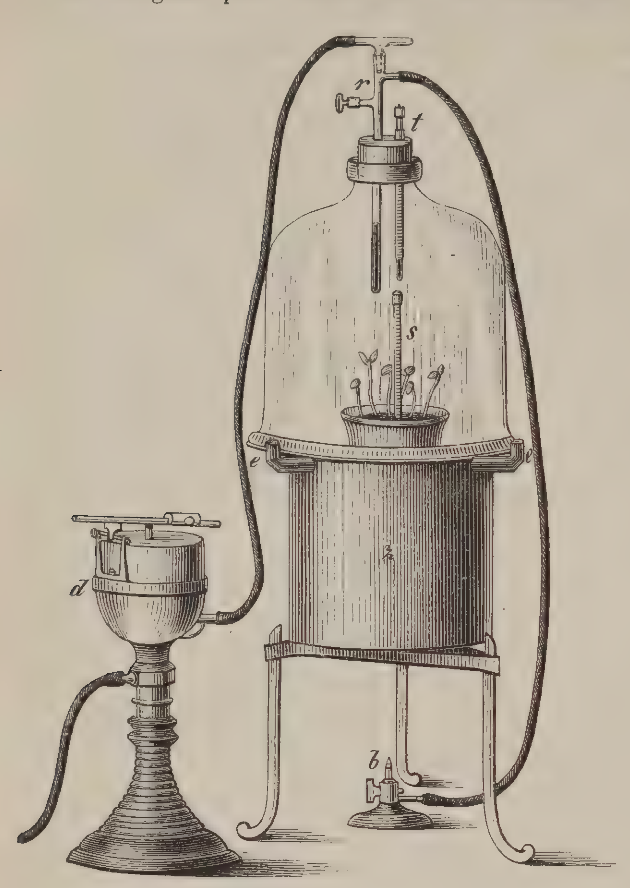


Fig. 15.

Die Lage der Cardinalpuncte. Im Folgenden sind die Cardinalpuncte der Temperatur nach den von Sachs (S)[5]), de Candolle (C)[6]), Köppen (K)[7]), de Vries (V)[8]) angestellten Beobachtungen für eine Anzahl Pflanzenarten zusammengestellt; durch die hinter den Horizontalreihen stehenden Buchstaben S, C, K, V ist der Autor angezeigt. Die Maxima und Minima sind zum Theil durch das Nichtkeimen der Samen, zum Theil durch das unterbleibende Wachsthum an den Keimpflanzen (de Vries) constatirt. Die Optima wurden durch die erreichten Wurzellängen oder durch die Zuwachsgrösse gleichartiger, verschiedener Temperatur ausgesetzter Wurzeln (z. Th. incl. des hypocotylen Gliedes) ermittelt. Auf Wurzeln beziehen sich auch alle folgenden Werthe; ihr Wachsthum im Boden bietet übrigens hinsichtlich der Erhaltung constanter äusserer Bedingungen einige Vortheile. Solche sind bei Experimenten mit Keimpflanzen auch durch das Vorhandensein von Reservestoffen und die Möglichkeit, Versuche im Dunkeln ausführen zu können, gegeben. Die Versuchsanstellung ist im Näheren in den Originalen nachzusehen.

---

1) Ueber anderweitige Apparateinrichtungen vgl. u. a. Sachs, l. c.,; Velten, Bot. Ztg. 1876, p. 330; Just in Beiträgen z. Biologie v. Cohn 1877, Bd. 2, p. 347; Pedersen, Rech. sur l. levure 1878, p. 6.

2) Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 468.

3) Physiol. Methodik 1876, p. 249.

4) Flora 1876, p. 196.

5) L. c. und Lehrbuch, IV. Aufl., p. 802.

6) Biblioth. universell. d. Génève 1865, Bd. 24, p. 243. Ich benutze die von Sachs (Lehrbuch, IV. Aufl., p. 803) aus der graphischen Darstellung de Candolle's abgeleiteten Zahlen.

7) Wärme u. Pflanzenwachsthum 1870, p. 43.

8) Matériaux pour l. connaissance d. l'influence d. l. température 1870, p. 16. Separatabz. aus Archiv. Néerlandaises 1870, Bd. 5. Auszug aus der p. 124, Anmerkung 3, citirten Arbeit.

	Minimum für Wachsen °C.	Optimum °C.	Maximum °C.	
Triticum vulgare	5,0	28,7	42,5	S
	7,5	29,7		K
Hordeum vulgare	5,0	28,7	37,7	S
Sinapis alba	0,0	21,0	28,0	C
		27,4	über 37,2	V
Lepidium sativum	1,8	21,0	28,0	C
		27,4	unter 37,2	V
Linum usitatissimum	1,8	21,0	28,0	C
		27,4	über 37,2	V
Trifolium repens	5,7	21—25	unter 28,0	C
Phaseolus multiflorus	9,5	33,7	46,2	S
Pisum sativum	6,7	26,6		K
Lupinus albus	7,5	28,0		K
Zea mais	9,5	33,7	46,2	S
	9,6	32,4		K
	9,0	21—28	35,0	C
Cucurbita pepo	13,7	33,7	46,2	S
Sesamum orientale	13,0	25—28	unter 45,0	C

Für Phaseolus vulgaris, Helianthus annuus, Brassica rapa, Cannabis sativa fand de Vries das Optimum bei 31,5° C., das Maximum lag bei der zuerst und zuletzt genannten Pflanze über 42,5° C., bei Helianthus und Brassica unter 42,5° C. Höhere Temperaturgrade wurden von de Vries nicht benutzt, und da die nächst tiefere Temperatur, die zum Vergleich kam, 38,6° C. war, so folgt aus den Versuchen, dass zwischen dieser Temperatur und 42,5° C. das Maximum für Wurzeln von Helianthus und Brassica zu liegen kommt. Analog folgt für das Optimum, dass es zwischen 29,0° C. und 34,0° C. fällt, da bei der Temperatur 31,5° C. die grösste Zuwachsbewegung stattfand. Ebenso wurde in anderen Fällen bei 27,4° C. das ausgiebigste Wachsthum gefunden, als 21,6° C. und 30,6° C. die nächstliegenden, im Experiment zur Verwendung gekommenen Temperaturen waren. Auch die Experimente der anderen Forscher lassen einen gewissen Spielraum, der indess in manchen Versuchen, wie in denen von Köppen, auf 1 oder wenige Grade eingeengt wurde. Aus diesen und anderen in der experimentellen Ausführung und in individuellen Differenzen liegenden Gründen kann die nicht völlige Uebereinstimmung der von verschiedenen Forschern gefundenen Cardinalpuncte nicht überraschen. Immerhin sind wohl gewiss Optimum und Maximum von de Candolle viel zu gering angegeben, denn auch in Versuchen F. Haberlandt's[1]), die, beiläufig bemerkt, auf Samen vieler Pflanzenarten sich erstrecken, fällt u. a. das Optimum für Sinapis alba und Linum usitatissimum zwischen 31—37° C., für Zea mais zwischen 44—50° C., nähert sich also den von anderen Forschern, abgesehen von de Candolle, gefundenen Werthen. Auch für andere Pflanzen stimmen Haberlandt's Erfahrungen ziemlich mit denen anderer Forscher überein. Dasselbe gilt hinsichtlich des von Just[2]) für Gerste (und Hafer) bestimmten Maximums.

Maximum und Minimum wird sicher vielfach weiter hinauszuschieben sein, da die auf beschränkte Zeit ausgedehnten Experimente (die Versuche von Sachs dauerten z. B. höchstens 34 Tage) ein äusserstes langsames Wachsen übersehen lassen konnten. In der That liegt das Minimum nach Versuchen Uloth's[3]) und Haberlandt's[4]) auch für einige der in

1) Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 113.
2) Cohn's Beiträge zur Biologie 1877, Bd. 2, p. 324.
3) Flora 1871, p. 185, u. 1875, p. 266.
4) Wissensch.-prakt. Unters. auf d. Gebiete d. Pflanzenbaues 1875, I, p. 109.

obiger Tabelle genannten Pflanzen wesentlich tiefer. Besonders entscheidend sind die Experimente Uloth's, in denen die Samen mitten im Eis eines Eiskellers eingefroren waren oder sich auch in einer mit Erde gefüllten Kiste befanden, die ringsum von einer mächtigen Eisschicht umgeben war. Unter solchen Umständen keimten u. a. nach längerer Zeit Triticum, Hordeum und Pisum sativum, ferner noch viele andere, namentlich viele Samen von Gramineen und Cruciferen. Offenbar war aber hierbei die Temperatur dauernd 0⁰ und eine Erwärmung durch zutretende Lichtstrahlen[1]) war durch Abschluss des Lichtes vermieden. Durch Athmung kam sicher eine höchstens minimale Erwärmung der Pflänzchen zu Stande und eine solche fordert das beobachtete Einbohren der Wurzeln in Eis nicht. Denn auch durch Druck wird etwas Eis verflüssigt, das, in die sich gegen das Eis stemmende Wurzel aufgenommen, vor Wiedergefrieren bei 0⁰ geschützt ist. In den Experimenten Haberlandt's keimten gleichfalls viele Pflanzensamen in einem Kasten, dessen Temperatur zwischen 0⁰ und + 1⁰ C. gehalten wurde. Wenn hierbei gerade Weizen, Gerste u. a. zu Grunde gingen, die Uloth bei 0⁰ keimen sah, so folgt hieraus, dass bei nur langsamer Regung der Lebensthätigkeit die Gefahr des Verkommens gross ist. Durch längeres Erwärmen auf das Maximum wird übrigens nach Just[2]) die Keimtüchtigkeit beeinträchtigt. Weiter hat Kerner[3]) das Keimen der Samen verschiedener Alpenpflanzen bei niedriger Temperatur nachgewiesen, indem er die Objecte in eine dauernd ungefähr 2⁰ C. warme Quelle brachte.

Die Lage der Cardinalpuncte bei niederen Organismen bietet augenscheinlich ebenso weitgehende specifische Unterschiede, wie bei höheren Pflanzen. Aus Kjellmann's[4]) Beobachtungen in der Mosselbay (Spitzbergen) ist bekannt, dass die hier lebenden Algen noch lebhaft wachsen, während die Temperatur des Wassers zwischen 0 und —1,8⁰ C. liegt und überhaupt ihren Entwicklungscyklus in wohl niemals auf einigermaassen ansehnliche Temperatur kommendem Wasser vollenden. Ebenso sind Kap. VIII (Bd. II) noch Beispiele für Bildung und Bewegung von Schwärmsporen in dem Gefrierpunct nahem Wasser mitgetheilt. Keimung gewisser Pilzsporen bei Temperaturen wenig über Null hat H. Hoffmann[5]) beobachtet. Für gewisse Bacterien liegt nach Nägeli das Minimum bei 0, das Optimum bei 37⁰ C. Dagegen fand Eidam[6]) für Bacterium termo das Minimum bei 5—5½⁰ C., das Optimum bei 30—35⁰ C., das Maximum unter 40⁰ C., während Bacillen nach Cohn[7]) noch zwischen 47—50⁰ C. sich vermehren. Für Hefe bestimmte Pedersen[8]) das Optimum zu 28—34⁰ C., das Maximum gegen 38⁰ C., und das Minimum scheint hier auch nahe an Null zu liegen[9]). Aspergillus glaucus vermag nach Eidam (l. c., p. 220) noch bei 45⁰ C. zu wachsen, während Sporen von Ustilago carbo nach Scheltinger[10]) schon bei 35⁰ C. nicht keimen.

Zur Charakterisirung der ungleichen Zuwachsbewegung bei verschiedener Temperatur sind im Folgenden nach Köppen[11]) diejenigen Längen der hypocotylen Achse (incl. Wurzel) angegeben, welche bei gleicher ursprünglicher Länge die nachgenannten Keimpflanzen in 48 Stunden erreicht hatten. (Tabelle s. nebenstehend.)

In diesen Versuchen war die Temperatur während der Versuchsdauer sehr constant gehalten, die durch individuelle Eigenheiten erzielten Abweichungen machen sich indess offenbar in den gemessenen Werthen geltend. Zu ähnlichen Resultaten führen die früher von Sachs (l. c.), dann von de Vries (l. c.) und von F. Haberlandt[12]) angestellten Mes-

---

1) Vgl. Sachs, Lehrbuch, III. Aufl., p. 635.

2) L. c., p. 325. 3) Bot. Ztg. 1873, p. 437.

4) Bot. Ztg. 1875, p. 771. Ueber Protococcus nivalis vgl. Sachs, Experimentalphysiol., p. 54.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 321.

6) Cohn's Beiträge zur Biologie 1875, Bd. I, p. 216.

7) Ebenda 1877, Bd. 2, p. 271.

8) Rech. sur quelques facteures qui ont de l'influence sur la propagation de la levure 1878, p. 11. Separatabz.

9) Vgl. A. Mayer, Gährungschemie 1876, II. Aufl., p. 133.

10) Botan. Jahresb. 1876, p. 719. 11) L. c., p. 40.

12) Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 115.

Temperatur °C.	Lupinus albus mm	Pisum sativum mm	Vicia faba mm	Zea mais mm	Triticum vulgare mm
10,4		5,5			4,6
14,4	9,1	5,0			4,5
17,0	11,0	5,3			6,9
21,4	25,0	25,5	9,3	3,0	41,8
24,5	31,0	30,0	10,1	10,8	59,1
25,1	40,0	27,8	11,2	18,5	59,2
26,6	**54,1**	**53,9**	**21,5**	29,6	86,0
28,5	50,1	40,4	15,3	26,5	73,4
30,2	43,8	38,5	5,6	**64,6**	**104,9**
31,1	43,3	38,9	8,0	49,4	91,4
33,6	12,9	8,0		50,2	40,3
36,5	12,6	8,7		20,7	5,4
39,6	6,1			11,2	

sungen. Sachs fand u. a für Zea mais folgende erreichte Wurzellängen (Lehrbuch, IV. Aufl., p. 803):

	Temperatur	Wurzellänge
in 2 mal 48 Stunden	17,1 °C.	2,5 mm
in 48 »	26,2 »	24,5 »
» » »	33,2 »	39,0 »
» » »	34,0 »	**55,0** »
» » »	38,2 »	25,2 »
» » »	42,5 »	5,9 »

Für die nur locale Wirkung der Temperatur sind bereits p. 112 Beispiele angeführt, in denen eben nur die in einen warmen Raum geführten, nicht die in der Kälte bleibenden Pflanzentheile sich entwickelten. — Besondere Beispiele, dass die Cardinalpuncte für andere Functionen wesentlich andere Lage als Maximum, Optimum, Minimum der Wachsthumstemperatur haben können, brauchen hier nicht gegeben zu werden.

Woher es kommt, dass trotz gesteigerter Molecularbewegung in den constituirenden Theilchen dennoch als Resultante von einem gewissen Temperaturgrade ab eine Verlangsamung des Wachsens eintritt, ist noch nicht erklärt.

B. Einfluss des Lichtes.

§ 29. Die von der Sonne oder einer anderen Lichtquelle ausgehenden Strahlen beeinflussen den Organismus nicht nur in so weit, als sie Wärmebewegung erzeugen, sondern auch noch durch spezifische andere Wirkungen. Da solche hinsichtlich des Wachsens vorwiegend durch die für unser Auge wahrnehmbaren und durch die ultravioletten Strahlen veranlasst werden, so wird trotz constanter Temperatur das Wachsthum einer Pflanze modificirt, je nachdem sich diese im Dunkeln (in den ultrarothen Strahlen) oder am Licht befindet. Diesen Gegensatz von Dunkel und Hell fassen wir zunächst ins Auge, um erst späterhin die ungleiche Bedeutung der Strahlen verschiedener Brechbarkeit zu beleuchten.

Die im Wachsthum zum Ausdruck kommenden Erfolge fallen aber theilweise wesentlich verschieden aus, je nachdem das Licht dauernd oder nur zeitweise entzogen und je nachdem eine allseitige oder einseitige Beleuchtung wirksam ist. Manche Pflanzen wachsen im Dunkeln überhaupt nicht oder nur wenig, Beleuchtung ist hier eben nöthig, um den wachsthumsfähigen und reac-

tionsfähigen Zustand, den Phototonus, herzustellen, in dem die Pflanze in der für sie spezifischen Weise auf äussere Eingriffe, also auch auf Differenzen der Beleuchtung reagirt. In diesem Falle ist es ja einleuchtend, dass schon der allmählich eintretenden Dunkelstarre halber eine lang dauernde Lichtentziehung einen anderen Erfolg hat, als eine vorübergehende Verdunklung.

Aber auch bei den in dauernder Finsterniss wachsenden Pflanzen machen sich sehr gewöhnlich abnorme Gestaltungen des Ganzen oder einzelner Theile bemerklich, die, eben weil sie an den abwechselnd beleuchteten und verdunkelten Pflanzen fehlen, anzeigen, dass mit dem gänzlichen Fehlen des Lichtes besondere Vorgänge veranlasst werden. Diese gesellen sich offenbar den Erfolgen zu, welche bei Verdunklung zunächst erzielt werden, und aus diesen und den allmählich sich einstellenden anderen Wirkungen ergibt sich als Resultante das durch dauernde Lichtentziehung endlich erhaltene Resultat. Zum Theil hängen die wirksamen Factoren sicher nur indirect mit dem Licht zusammen, indem mit dessen Entziehung ja auch anderweitige Functionen und erst durch diese wieder die Wachsthumsvorgänge beeinflusst werden. Dass u. a. in solchem Sinne der Mangel an Nährstoffen da, wo solche durch Licht producirt werden, zur Geltung kommt, ist einleuchtend, sicher spielen aber auch noch andere indirecte Beziehungen mit, mögen diese nun von Stoffwechselprozessen oder anderen, im Dunkeln modificirten Vorgängen abhängen. Manche, aber nicht alle Pilze, deren Nahrungsgewinn unabhängig von Beleuchtung ist, vermögen ihre ganze Entwicklung im Dunkeln zu durchlaufen, und wenn sie hierbei nur in quantitativer Beziehung, durch eine gewisse Ueberverlängerung, von den im Beleuchtungswechsel erzogenen Pflanzen abweichen, so dürfte, wenigstens in hervorragender Weise, nur der Erfolg der Lichtentziehung zur Geltung kommen, welcher sich allgemein bei Verdunklung zuvor beleuchteter Pflanzen in einer Beschleunigung des Wachsens bemerklich macht. Eine solche Beziehung mag überhaupt für alle Pflanzen bestehen, die, so lange Nährstoffmangel keine Grenze setzt, im Dunkeln wachsen und hierbei ein Zuwachselement auf ansehnlichere Länge als im Licht bringen, doch ist selbstverständlich nebenbei immer die Mitwirkung anderer, das Wachsthum beeinflussender Factoren möglich.

So weit die derzeitigen Erfahrungen reichen, wird allgemein in einer phototonischen Pflanze durch Verdunklung eine Beschleunigung, durch allseitige Erhellung eine Verlangsamung der Zuwachsbewegung veranlasst. Dass indess die Pflanzen auf Licht nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verschieden reagiren, geht aus der gerade entgegengesetzten Krümmung hervor, welche an verschiedenen Pflanzen einseitige Beleuchtung im positiven, resp. negativen Heliotropismus erzeugt. Es handelt sich aber hier um einen besonderen Erfolg einseitiger Beleuchtung, da positiv und negativ heliotropische Pflanzen durch allseitige Helligkeitsabnahme in gleichsinniger Weise beeinflusst werden. Weil nun der Heliotropismus in einem folgenden Kapitel Behandlung findet, wird auf denselben, also auf den Erfolg einseitiger Beleuchtung, hier keine Rücksicht genommen. Ebenso gehen wir hier nicht speziell auf Bewegungen ein, die durch Anisotropie antagonistischer Gewebe zu Stande kommen. Als Mittel von Bewegungsvorgängen und Stellungsänderungen von Organen sind diese Fälle in Kap. VI und VII behandelt.

Einfluss von Beleuchtungswechsel.

§ 30. Nach den bisherigen Erfahrungen wachsen im Phototonus befindliche Pflanzen im Dunkeln schneller, als bei allseitiger Beleuchtung, die umgekehrt eine Hemmung des Wachsthums in den zuvor dunkel gehaltenen Pflanzen erzielt, welche natürlich gemäss der spezifischen Reactionsfähigkeit grösser oder kleiner ausfällt. Ein solches Verhalten bieten sowohl die bei dauernder Verfinsterung sich überverlängernden, als die unter solchen Umständen nicht wachsenden Pflanzentheile. Denn auch solche, wie z. B. Blätter, wachsen nach Verdunklung zunächst schneller, können indess im Finstern nach einigen Tagen ihr Wachsthum einstellen, welches aber mit erneuter Beleuchtung durch Wiederherstellung des phototonischen Zustandes zurückkehrt[1]. Ebenso wird das Wachsthum positiv und negativ heliotropischer Organe in gleichem Sinne beeinflusst, obgleich bei einseitiger Beleuchtung im ersten Falle die dem Licht zugewandte, im zweiten Falle die von diesem abgewandte Seite beschleunigt wächst. Die unten mitgetheilten Thatsachen lehren ferner, dass diese Beeinflussung durch Beleuchtungswechsel in gleicher Weise für höhere und für niedere Pflanzen, auch für einzellige Organismen gilt, ebenso für Organe, die, wie die im Boden lebenden Wurzeln, normalerweise von nur schwachem Licht getroffen werden. Auf diesem Wechsel der Zuwachsbewegung mit der Beleuchtung beruht auch, wie früher auseinandergesetzt wurde, die bei Constanz anderer Bedingungen erzielte Periodicität des Wachsens (II, § 24).

Mit steigender Intensität der Beleuchtung wird endlich ein Stillstand des Wachsthums erzielt. Wiesner[2] hat diese Thatsache bei Verwendung von Gaslicht oder Sonnenlicht für verschiedene Keimpflanzen constatirt, und auf eine allgemeine Gültigkeit ist auch aus den Beobachtungen Pringsheim's[3] zu schliessen, nach denen concentrirtes Sonnenlicht (nicht durch Erwärmung) die Tödtung von Pflanzenzellen herbeiführt. Beim Operiren mit einer Gasflamme, deren Leuchtkraft 6,5 Walrathkerzen äquivalent war, fand Wiesner das Wachsthum sistirt, nachdem folgende Keimpflanzen der Flamme genähert waren: Lepidium sativum bis 2,5 cm (bei 5 cm fand Wachsthum statt), Vicia sativa 7,5 cm (bei 9 cm war Längenwachsthum bemerklich), Vicia faba 7 cm (bei 7,5 cm Wachsthum bemerklich). Voraussichtlich werden andere Pflanzen erst bei stärkerer Beleuchtung ihr Wachsthum einstellen, und auch darin zeigen sich spezifische Differenzen, dass die Lichtintensität, in welcher noch Heliotropismus eintritt, entweder grösser oder kleiner als jene Lichtstärke ist, bei welcher das Wachsthum erlischt. Auch in directem Sonnenlicht hat Wiesner für Wickenkeimlinge den Stillstand des Wachsens festgestellt, doch machen die Versuche den Eindruck, als ob es zu diesem Ziele der vollen Wirkung der Sonne, also einer relativ höheren Lichtintensität bedurfte. Nähere Bestimmungen, in wie weit in

1) Vgl. G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 228.

2) Ueber die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche 1878, I, p. 37, u. 1880, II, p. 13. Separatabz. aus d. Denkschrift. d. Wien. Akad., Bd. 39 u. 43.

3) Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in d. Pflanze 1879, p. 6. Separatabz. aus d. Monatsb. d. Berlin. Akad. 5. Juli 1879.

dieser Hinsicht etwa Gaslicht und Sonnenlicht Differenzen bieten, sind von dem genannten Forscher nicht angestellt.

Nach Wiesner's[1]) Versuchen mit Keimlingen von Helianthus annuus und Lepidium sativum würde, von einer das Wachsthum sistirenden Beleuchtung ab gerechnet, die Curve der Zuwachsbewegung zunächst bis zu einem mässig prononcirten, übrigens in noch sehr starker Beleuchtung erreichten Maximum steigen, darauf etwas der Abscissenachse sich wieder nähern, um weiterhin dauernd bis zum Aufhören der Beleuchtung sich zu erheben. Jedenfalls ist es sehr fraglich, ob die das Verhältniss zwischen Lichtintensität und Zuwachsbewegung ausdrückende Curve für alle Pflanzen ein secundäres Maximum bietet, und dieses ist auch bei den obengenannten Pflanzen keineswegs sehr hervortretend. Im Allgemeinen wird man also von einer mit der abnehmenden Lichtintensität zunehmenden Wachsthumsschnelligkeit sprechen können.

Mit Rücksicht auf phototonische Pflanzen ist die ausgiebigste Zuwachsbewegung, das Optimum, mit dem Ausschluss des Lichtes erreicht, ein zum Wachsen nothwendiges Lichtminimum gibt es nicht. Für die im Dunkeln nicht oder nur unvollkommen wachsenden Pflanzen ist zur Herstellung des phototonischen Zustandes eine gewisse minimale Beleuchtung nöthig, ohne die eben Wachsthum in solchen Pflanzen nicht eintritt, sondern ein wachsthumsunfähiger Starrezustand sich erhält. Wird das Wachsthum solcher Pflanzen und Pflanzentheile bei constanter, aber verschiedener Beleuchtung verglichen, so muss für eine gewisse Lichtintensität naturgemäss eine grösste Zuwachsbewegung, ein Optimum, herauskommen, da mit steigender Intensität endlich das Wachsthum abnimmt und ganz sistirt wird. Ein Optimum dieser Art macht sich auch für die im Dunkeln nicht oder nur unvollkommen wachsenden Organe dadurch bemerklich, dass als endlicher Erfolg eine maximale Grösse bei einer gewissen Beleuchtung erreicht wird. So fand Sachs[2]) die Blätter von Phaseolus, Batalin von Tropaeolum majus[3]) bei mässiger Beleuchtung am grössten, und in der Natur ist nicht selten zu sehen, z. B. am Epheu, dass die nur mässig beleuchteten Blätter die anderen an Grösse übertreffen. Ist aber das Wachsthum im Dunkeln nicht gehemmt, so erreichen die bezüglichen Pflanzentheile, wie noch im folgenden Paragraphen mitzutheilen ist, bei völligem Lichtabschluss die ansehnlichsten Dimensionen.

Es gibt also wohl Pflanzen, deren Wachsthum im Dunkeln, keine aber, deren Wachsthum bei mässiger Beleuchtung stille steht, und auch die normal im Dunkeln gedeihenden Pflanzentheile vermögen am Licht recht wohl zu wachsen. Da aber unter den natürlichen Verhältnissen manche wachsende Theile nur mässige Beleuchtung erhalten und täglich Beleuchtung und Verfinsterung abwechseln (abgesehen von dem hochnordischen Sommer), so tritt die Frage heran, ob und in wie weit diese Umstände bedeutungsvoll für die Pflanzen sind.

Thatsächlich hängt die tägliche periodische Schwankung der Zuwachsbewegung (II, § 24), und ebenso die täglichen Bewegungen von Blüthen- und Laubblättern (II, § 58), von dem Beleuchtungswechsel ab, der, wenn er auch Bedeutung unter den bestehenden Verhältnissen hat, doch keine Existenzbedin-

---

1) L. c., 1880, II, p. 13.
2) Experimentalphysiol. 1865, p. 33. 3) Bot. Ztg. 1871, p. 681.

gung für die Pflanze ist. So ist es auch mit den vermuthlich als Folge beschleunigten Wachsens in der Nacht sich einstellenden Zelltheilungen von Spirogyra, die in continuirlicher Beleuchtung im Licht fortdauern [1]. Gewiss würde unter solchen Umständen auch Coprinus lagopus sich entwickeln, dessen Hutstiel nach Brefeld [2] erst nach 6 Uhr Abends seine schnelle Streckung zu beginnen pflegt. Thatsächlich ist aber zumeist der höheren Temperatur halber die Zuwachsbewegung am Tage ausgiebiger als in der Nacht (vgl. II, § 24), und eine allgemeine Tendenz, die Stoffbildungsthätigkeit dominirend auf den Tag, die Wachsthumsthätigkeit wesentlich in die Nacht zu legen, besteht demnach nicht [3]. Sind aber viele jugendliche Gewebe, wie der Vegetationspunct mit den jungen Blättern, das Cambium u. s. w., von schützenden Hüllen umgeben, so mag dieses in erster Linie wohl Bedeutung als Schutz gegen Austrocknen und mechanische Beschädigung haben. Die Dämpfung des Lichtes wird freilich zugleich für die Zuwachsbewegung im Allgemeinen begünstigend sein.

Dagegen ist Dunkelheit für Neubildung von Wurzeln in manchen Fällen entschieden förderlich, beeinflusst aber das Auswachsen der einmal angelegten Organe augenscheinlich nicht in erheblichem Grade. Schon Sachs [4] hat diese die Wurzelbildung begünstigende Wirkung der Dunkelheit insbesondere an Cactus speciosus, ferner an oberirdischen vergeilten Stengeltheilen von Phaseolus, Vicia faba, Helianthus tuberosus kennen gelernt. Vöchting [5] hat Gleiches für Zweige von Salix und namentlich an Lepismium radicans beobachtet, das in dieser Hinsicht sehr empfindlich ist und am Lichte stets nur auf der schwächst beleuchteten Seite Wurzeln producirt [6]. Aber auch an diesem Objecte fand Vöchting das Auswachsen der angelegten Wurzeln durch Licht nicht gehemmt, und bei Heterocentron diversifolium (l. c., p. 195) scheinen die Wurzelanlagen im Dunkeln wie im Licht sich gleich leicht zu bilden. Ueberhaupt wirkt Verdunklung, wie schon Sachs hervorhob, nicht allgemein begünstigend auf Bildung von Wurzeln, und Nebenwurzeln entstehen auch reichlich an den in Wassercultur gehaltenen beleuchteten Wurzeln. Doch bildeten nach Nobbe [7] Erbsenpflanzen weniger Nebenwurzeln in den dem Licht ausgesetzten, als in den verdunkelten Wasserculturgefässen, während die Gesammtlänge der Wurzeln

---

1) Nach Famintzin (Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 40) schreiten die Zelltheilungen von Spirogyra bei künstlicher Beleuchtung dauernd fort. Da nach diesem Autor normalerweise ein guter Theil der Tags gebildeten Stärke während der Nacht verbraucht wird, so ist hier ein gewisser zeitlicher Wechsel zwischen Stoffbildung und Zelltheilung gegeben. — Strasburger (Zellbildung u. Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 171) konnte die Zelltheilungen auf den Tag verlegen, indem er Spirogyra Nachts unter 5° C. abkühlte.

2) Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 32. — Ueber Ausschwärmen von Zoosporen u. s. w. vgl. Kap. VIII.

3) Vgl. Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage, p. 1, u. Experimentalphysiol. 1865, p. 30.

4) L. c., p. 6. Für Tropaeolum vgl. Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1880, Bd. 2, p. 486.

5) Ueber Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 148 u. 152. — Auch de Candolle hat schon auf Begünstigung d. Wurzelbildung durch Dunkelheit hingewiesen, Annal. d. scienc. naturell. 1826, Bd. 7, p. 12, u. Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 341.

6) Dahin gehört auch die Rhizoidbildung an Prothallien von Farnkräutern, vgl. II, § 40.

7) Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 80.

für das beleuchtete Wurzelsystem ansehnlicher ausfiel[1]. Bei solcher und ähnlicher Begünstigung durch Dunkelheit wird wohl auch in der Natur Entziehung des Lichtes begünstigend oder entscheidend für Zeit und Ort der Entstehung wirken.

Voraussichtlich ist in obigen und anderen Fällen das Ausmaass der Beleuchtung entscheidend, der Act des Beleuchtungswechsels aber von geringer Bedeutung. Freilich sind in dieser Hinsicht noch keine besonderen Untersuchungen gemacht, und in einigen der oben genannten Fälle könnte auch der Beleuchtungswechsel als solcher ein mitspielender Factor sein. Sicher ist dieses bei den tägliche periodische Bewegungen ausführenden Blättern der Fall (vgl. II, § 58).

Die Zeit, innerhalb welcher eine Pflanze in Folge eines Beleuchtungswechsels eine Aenderung der Wachsthumsschnelligkeit bemerklich werden lässt, resp. die den neugeschaffenen Verhältnissen entsprechende Zuwachsgeschwindigkeit erreicht, bietet sicher ziemlich weitgehende spezifische Differenzen, welche übrigens noch nicht nach allen Seiten kritisch untersucht sind. Sehr schnell reagirt offenbar Phycomyces nitens (Mucorineae), da dessen Wachsthumscurve nach Vines[2]) mit jeder Beleuchtung eine Senkung, mit jeder Verdunklung eine Hebung der Wachsthumscurve erfährt, wenn in 1stündigen oder auch nur $^1/_2$-stündigen Intervallen die Beleuchtung gewechselt wird. Bei anderen Pflanzen kann aber sicher längere Zeit verstreichen, ehe ein Lichtwechsel im Wachsthum bemerklich wird, und bis zur Erreichung des endlichen maximalen Erfolges dürften wohl häufig einige Stunden, ja selbst mehr als 12 Stunden verstreichen. Es ist dieses aus der Lage von Maximum und Minimum der täglichen Wachsthumscurve zu vermuthen, wie im Näheren aus § 24 (Bd. 2) ersehen werden kann. Wenn eben das Maximum der Zuwachscurve bei den einen Pflanzen schon früh morgens, bei den anderen erst in Mittags- und selbst in Nachmittagsstunden erreicht wird, so ist dieses wesentlich eine Folge davon, dass nur langsam die durch Verdunklung erzielte Zuwachsbewegung auf ihre endliche Höhe steigt und dass Beleuchtung nur allmählich das Wachsthum retardirt. Diese allgemeinen Schlussfolgerungen lassen sich trotz der für die Lage von Maximum und Minimum wesentlich mitbestimmenden Nachwirkungsbewegungen ableiten, die übrigens selbst in ihrem Zeitmaass von der durch eine Verdunklung erzielten Zuwachscurve abhängig sind. Das in einer Pflanze aus inneren oder inducirten Ursachen angestrebte Wachsthum ist aber für den Erfolg eines Lichtwechsels, wie jeder modificirte Zustand einer Pflanze, mit entscheidend, und eine Verdunklung wird z. B. schneller eine Beschleunigung erzielen, wenn ohnedies die Wachsthumscurve im Steigen begriffen ist. Diesem Umstand ist in den bisherigen Versuchen gewöhnlich nicht die gebührende Rechnung getragen.

In einem von Vines[3]) angestellten Experimente machte sich in einem bis dahin dunkel gehaltenen Blatt von Secale cereale der Erfolg einer um 11

---

1) Letzteres scheint nicht für alle Pflanzen zuzutreffen nach den Experimenten von Walz (Botan. Jahresb. 1875, p. 787) mit Phaseolus.

2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 137. Vgl. die unten mitgetheilten Zahlen.

3) L. c., p. 132.

Uhr Morgens vorgenommenen Erhellung schon in dem bis 12 Uhr erzielten Zuwachs geltend, als jetzt verdunkelt wurde, sank aber das Wachsthum noch zwischen 12 und 1 Uhr, um fernerhin wieder zu steigen. Ebenso geht aus Versuchen Reinke's[1]) soviel hervor, dass eine Verdunklung oder Erhellung bei manchen Pflanzen nach 1 Stunde und vielfach schon nach kürzerer Zeit eine merkliche Beschleunigung, resp. Verlangsamung des Wachsens erzielen kann. Sehr schnell reagiren die Blätter von Impatiens noli tangere auf Verdunklung, da schon nach 1—2 Minuten eine Senkung des Blattes bemerklich wird (vgl. II, § 58). Freilich bringt hier der Act des Beleuchtungswechsels eine Wachsthumsbeschleunigung hervor. Ebenso entspringen die heliotropischen Beugungen zwar besonderen Reizwirkungen einseitiger Beleuchtung, sie lehren indess gleichfalls, dass bei der einen Pflanze eine längere, bei der anderen Pflanze eine kürzere Zeit verstreicht, ehe eine Krümmung bemerklich wird[2]).

Wie es einiger Zeit bedarf, um durch Beleuchtungswechsel die Wachsthumsschnelligkeit zu verlangsamen oder zu beschleunigen, so hält auch der allmählich inducirte, für den Erfolg maassgebende Zustand einige Zeit an, wenn auch die äussere Ursache aufhörte zu wirken. Das zeigt das trotz der Erhellung am Morgen noch zunehmende Wachsthum und ebenso der vorhin erwähnte Versuch von Vines, in welchem die durch Erhellung erzielte Verlangsamung des Wachsens noch fortschritt, als die eine Stunde dem Licht exponirte Pflanze wieder im Dunkeln sich befand. Aehnliches kann man beobachten, wenn durch eine vorübergehende Verdunklung eine Bewegung in Blattorgane inducirt wird, und ebenso bieten die heliotropischen und geotropischen Krümmungen Nachwirkungen dieser Art (vgl. Kap. VII). Ja noch ehe eine äusserlich sichtbar werdende Krümmung erfolgt, ist, wie Wiesner zeigte, durch einseitige Beleuchtung ein innerer Zustand inducirt, der eine gewisse heliotropische Beugung im Dunkeln zur Folge hat. Analoges dürfte wohl auch hinsichtlich der geradlinig fortschreitenden Zuwachsbewegung zu Stande kommen, bei der diese Induction noch nicht direct nachgewiesen wurde. Uebrigens kommt Aehnliches auch in chemischen Reactionen vor, da nach den Untersuchungen von Bunsen und Roscoe die Vereinigung von Chlor und Wasserstoff erst einige Zeit nach der Einwirkung des Lichtes beginnt, darauf aber im Dunkeln noch einige Zeit fortdauert, ein Phänomen, das von den genannten Forschern photochemische Induction genannt wurde. Hieran anschliessend, hat Wiesner das bezügliche Verhalten der Pflanzen als photomechanische Induction bezeichnet.

Durch eine Verdunklung wird aber die Zuwachsbewegung nicht auf ein stabil bleibendes Maximum getrieben, sondern ein Auf- und Abwogen der im Mittel ansehnlicher bleibenden Wachsthumsschnelligkeit erzielt, wie dieses schon in § 24 (Bd. II) besprochen ist. Diese mit allmählich nachlassender Amplitude fortdauernden Schwingungen kennzeichnen also in habitueller Hinsicht einen Erfolg, wie ihn ein Stoss an einem Pendel oder auch Wellenbildung in einer Wassermasse erzeugt. Wie bei Verdunklung (und umgekehrt bei Erhellung), scheint aber der vegetabilische Organismus überhaupt vielfach auf äussere Eingriffe mit Erfolgen zu antworten, die oscillirenden Wallungen der maassgebenden inneren Actionen entsprechen. Die unter constanten Aussenbedin-

1) Bot. Ztg. 1876, p. 139. 2) Vgl. Wiesner, l. c., 1878, I, p. 62.

gungen eintretenden Oscillationen in Wachsthums- und anderen Bewegungsvorgängen lehren zudem, dass schon im erblichen Entwicklungsgang des Organismus eine Neigung zu Wallungen in der inneren Thätigkeit begründet ist.

Handelt es sich aber um nur allmählich zu Stande kommende Inductionen, so muss zur Erzielung eines merklichen Erfolges das äussere Agens nothwendig gewisse Zeit wirken. Denn wenn z. B. auf nur momentane Beleuchtung immer längere Verdunklung folgt, wird in dieser Zeit der allenfalls durch Beleuchtung erzielte geringe Effect immer wieder ausgeglichen. Hinsichtlich des geradlinigen Längenwachsthums ist noch nicht näher untersucht, bei welcher verhältnissmässigen Dauer der Beleuchtungszeit eine merkliche Wachsthumshemmung eintritt. Für heliotropische Krümmung fand Wiesner[1]), dass ein günstiger Erfolg mit Kressenkeimlingen u. a. dann erzielt wird, wenn auf 2 Secunden Dunkelzeit jedesmal während 1 Secunde mit einer optimalen Lichtstärke beleuchtet wird. Kurze Beleuchtungszeiten genügen offenbar auch, um nennenswerthen Erfolg in den Blattbewegungen von Impatiens noli tangere zu erreichen. Denn wenn eine Dunkelpflanze nur 5 Minuten lang beleuchtet war, brachte schon eine Lichtentziehung eine merkliche Senkung der Blätter zu Wege[2]).

Soll der Einfluss von Licht auf Längenwachsthum gemessen werden, so sind heliotropische Krümmungen zu vermeiden. Dieses kann durch Oberlicht, Aufstellung von Spiegeln hinter der Pflanze, am besten aber erreicht werden, indem man die Pflanze langsam um die eigene Achse rotiren lässt, eine Methode, die fernerhin (II, § 64) Besprechung finden wird. Auf diese Weise hat auch Vines[3]) gearbeitet, der die Zuwachse mit Hülfe eines ähnlichen Apparates, wie Fig. 8, p. 85, maass. In den Versuchen mit Phycomyces nitens war dieser einzellige Pilz auf mit Zuckerlösung getränktem Brod cultivirt. Die Curve der in 24—30 Stunden vollendeten grossen Periode verläuft ziemlich gleichmässig, und die durch Beleuchtung erzielten Erfolge machen sich als eine Senkung bemerklich. Es zeigt dieses die Fig. 16, in welcher die je 1/2stündige Beleuchtungszeit (10—10 1/2 und 11 1/2—12 Uhr Morgens) hell gehalten ist. Die Zahlen 0, 5, 10 u. s. w. geben die Zuwachse in Theilstrichen des Ocularmikrometers, die rechts stehenden Zahlen die Temperatur an, deren Gang durch die weniger stark ausgezogene Curve gekennzeichnet wird.

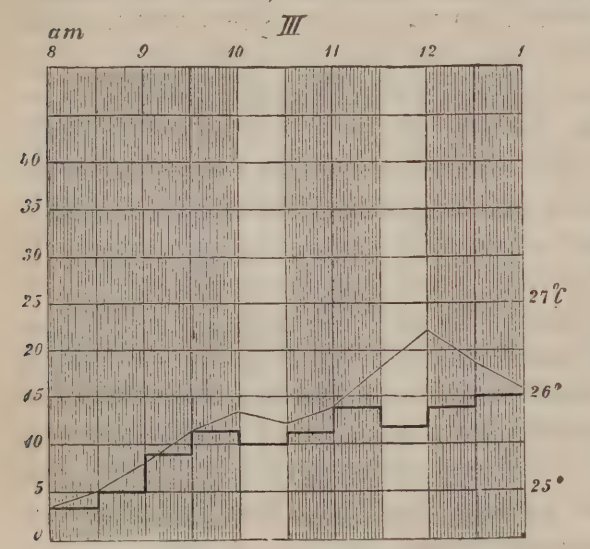


Fig. 16. Nach Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. II, Heft 1, p. 138, Fig. III.

Dass Stengel und Wurzeln, deren Wachsthum im Dunkeln nicht gehemmt wird, in Finsterniss schneller wachsen, als unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels, ergibt sich aus den von Strehl angestellten, auf p. 76 mitgetheilten Versuchen mit Lupinus albus. Zu gleichem Resultat führten einige Experimente v. Wolkoff's[4]) mit Wurzeln der Keimlinge von Pisum sativum und Vicia faba. So ergeben je 12 Keimwurzeln von Pisum in den aufeinanderfolgenden Tagen als Zuwachse:

1) L. c., 1880, II, p. 26.
2) Pfeffer, Die period. Bewegungen 1875, p. 58.
3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 138.
4) Mitgetheilt bei Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 808.

	Im Finstern	Im diffusen Licht
am 1. Tag	195 mm	161 mm
» 2. »	239 »	153 »
» 3. »	250 »	210 »
» 4. »	126 »	113 »
» 5. »	113 »	78 »
in 5 Tagen	923 mm	715 mm

Wie mit abnehmender Beleuchtung das Wachsthum ausgiebiger wird, zeigen für das hypocotyle Glied die von Morgen[1]) mit Keimpflanzen von Lepidium sativum angestellten Versuche, in denen die Pflanzen in verschiedener Distanz vom Fenster erzogen wurden. Bei diesen über längere Zeit ausgedehnten Versuchen war aber die in den schlechter beleuchteten Pflanzen geringere Production von Nährstoffen, die sich in dem erzielten Trockengewicht ausspricht, ein mitspielender Factor, der offenbar das Zurückbleiben der Wurzeln an den weniger beleuchteten Pflanzen erzielte. Die gesteigerte Verlängerung des hypocotylen Gliedes ist also um so mehr ein Beweis für das durch verminderte Beleuchtung beschleunigte Wachsen. Der folgende Versuch dauerte vom 7. Februar bis 8. März.

Standort der Pflanzen	Trockengewicht von 100 Pflanzen gr	Durchschnittliche Länge des hypocotylen Gliedes cm	der Wurzel cm
Am Fenster	0,228	1,36	6,70
1 m vom Fenster	0,150	3,05	5,40
2 m vom Fenster	0,120	3,20	3,20
3 m vom Fenster	0,108	3,15	3,95
Halbdunkel	0,096	3,60	3,40

Die negativ heliotropischen Organe verhalten sich nach den vorliegenden Erfahrungen wie die positiv heliotropischen Pflanzentheile. Voraussichtlich gilt dieses auch für das hypocotyle Glied von Viscum album, das nach Wiesner[2]) in dauernder Finsterniss nicht wächst, weil Licht zur Herstellung des phototonischen Zustandes nöthig ist. Dagegen fand H. Müller[3]) für die negativ heliotropischen Wurzeln von Chlorophytum und Monstera Lennea beschleunigtes Wachsthum im Dunkeln, und Wiesner[4]) kam zu gleichem Resultat hinsichtlich der Luftwurzeln von Hartwegia comosa und der in Wasser cultivirten Wurzeln von Sinapis alba und Trifolium pratense. Nach diesem Forscher sind auch die Wurzeln von Pisum sativum und Vicia faba schwach negativ heliotropisch, deren beschleunigtes Wachsen im Dunkeln schon oben erwähnt wurde. Näher hat Francis Darwin[5]) den Erfolg einer Verdunklung an den in Wasser cultivirten, ansehnlich negativ heliotropischen Wurzeln von Sinapis alba untersucht, deren Krümmung dabei durch langsame Drehungen um die Achse verhindert wurde. In einem Versuche, in welchem 20 Wurzeln beleuchtet, 22 verdunkelt wurden, ergab sich als mittlerer Zuwachs in 6 Stunden 35 Minuten (12 Uhr

1) Bot. Ztg. 1877, p. 588 und Tabelle IIIa, Vers. Nr. III.

2) L. c., 1878, I, p. 43.

3) Flora 1876, p. 95. — Den von J. Schmitz (Linnaea 1843, Bd. 17, p. 513) für Rhizomorpha angegebenen negativen Heliotropismus konnte Brefeld (Unters. über Schimmelpilze 1877, Bd. III, p. 171) nicht beobachten. Uebrigens vermuthet Schmitz selbst, dass das von ihm in manchen Fällen beobachtete, am Tage ansehnlichere Wachsen von Rhizomorpha durch höhere Temperatur veranlasst worden sei.

4) L. c., 1880, II, p. 17.

5) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1880, Bd. 1, p. 521.

Mittags bis 6 Uhr 35 Minuten Abends) für je eine der beleuchteten Wurzeln 4,3 mm, der verdunkelten Wurzeln 7,0 mm. Aus den vergleichenden Messungen von 104 im Licht und 103 im Finstern gewachsenen Wurzeln stellen sich mittlere Zuwachse von 3,82 mm, resp. 6,26 mm heraus. Wie in diesen mit Maassstab vorgenommenen Messungen bewirkte die Verdunklung auch eine Beschleunigung in Versuchen, in denen die Zuwachsbewegung einer einzelnen Wurzel mit Hülfe eines Mikroskopes (ähnlich dem Apparate Fig. 8) bestimmt wurde. Aus einem bei ziemlich constanter Temperatur (20,15° C. bis 21,0° C.) ausgeführten Versuche (l. c., Exp. 4, p. 526) wurde bei Beleuchtung zwischen 8 Uhr 38 Min. und 12 Uhr 8 Min. Morgens ein mittlerer stündlicher Zuwachs von 0,514 mm gefunden, der in Folge einer Verdunklung zwischen 12 Uhr 8 Min. und 5 Uhr 25 Min. Nachmittags auf 0,992 mm stieg. Nachdem nun beleuchtet war, ergab dieselbe Wurzel zwischen 6 Uhr 40 Min. und 8 Uhr 25 Min. Abends pro Stunde einen Zuwachs von 0,583 mm.

Weitere Belege für Hemmung des Wachsens durch Beleuchtung finden sich in den anderen in diesem Paragraphen erwähnten Arbeiten. Erwähnt sei hier noch, dass Strasburger[1]) an den in 3procentiger Zuckerlösung wachsenden Pollenschläuchen von Gloxinia hybrida eine Verlangsamung des Wachsthums durch Licht beobachtete.

Einfluss anhaltender Verdunklung.

§ 31. Dauernde Verfinsterung hat auf Wachsthum und Gestaltung der Pflanzen spezifische und theilweise sogar an verschiedenen Organen derselben Pflanze gerade entgegengesetzte Wirkungen. Solche Gegensätze bieten sowohl chlorophyllführende, als auch chlorophyllfreie Pflanzen, wie denn überhaupt nicht Nährstoffmangel die nächste Ursache dieser Differenzen ist. Während manche Pflanzen und Pflanzenglieder sich im Dunkeln ähnlich wie im Licht ausbilden, erreichen andere mehr oder weniger abweichende Gestaltung, indem sie in Folge kümmerlichen Wachsthums kleiner, zuweilen ganz winzig bleiben, oder indem sie durch ausgiebiges Wachsthum grösser als die im täglichen Beleuchtungswechsel gehaltenen Objecte ausfallen. Die Unterschiede entstehen also dadurch, dass bei dauernder Lichtentziehung das Wachsthum entweder gehemmt oder wenigstens in einer Richtung gefördert wird. Dieses kommt sowohl zu Wege, wenn phototonische Pflanzen in Finsterniss versetzt werden, als auch dann, wenn Sporen, Samen oder andere Fortpflanzungsorgane von der Aussaat ab im Dunkeln gehalten werden. Im letzteren Falle wird an manchen Objecten überhaupt kein Wachsthum eingeleitet, während bei Uebertragung phototonischer Pflanzen ins Dunkle ein Wachsthumsstillstand jedenfalls erst nach einiger Zeit, wohl gewöhnlich erst nach einigen Tagen erreicht wird (vgl. p. 131).

Eine ausgedehnte Aufzählung aller einzelnen Fälle kann hier nicht gegeben werden, vielmehr müssen wir uns auf allgemeine Andeutungen beschränken. Die als Etiolement oder Vergeilung bezeichnete abnorme Gestaltung macht sich bei beblätterten chlorophyllführenden Pflanzen, abgesehen von dem Mangel der grünen Farbe, bekanntlich häufig darin bemerklich, dass die Internodien relativ lang werden, die Laubblätter dagegen kleiner, zuweilen winzig bleiben. Von den in Kellern gebildeten Trieben der Kartoffel, im Dunkeln entwickelten Keimlingen ist diese Gestaltung ja allgemein bekannt. Die ansehnliche Streckung der Internodien zeigt auch Fig. 17, in welcher Keimpflanzen

1) Befruchtung und Zelltheilung 1877, p. 23.

von Pisum sativum von ungefähr gleicher Entwicklungsstufe in natürlicher Grösse dargestellt sind. Bei der am Tageslicht erzogenen Pflanze *A* sind das epicotyle Glied (*c*—*1*), sowie die folgenden Internodien viel kürzer, als bei der im Dunkeln cultivirten Pflanze *B*, dagegen tritt in der Grösse der ersten kleinen Blätter *1* und *2* eine erhebliche Differenz zwischen Licht- und Dunkelpflanzen nicht hervor.

Während bei gewissen Pflanzen, wie bei Kartoffel, Wicke, die etiolirten Internodien relativ noch länger als bei der Erbse werden, machen sich u. a. an Hopfenstengeln, den Frühjahrstrieben von Dioscorea Batatas, an den unteren Internodien der Sprosse von Bryonia dioica nur geringe Längenunterschiede im Licht und im Dunkeln bemerklich. Dasselbe gilt von dem hypocotylen Glied von Pisum, Tropaeolum majus, Aesculus hippocastanum, überhaupt aller der Keimlinge, deren Cotyledonen eben der geringen Streckung des hypocotylen Gliedes halber im Boden stecken bleiben, während dieses, wie die übrigen Internodien, im Dunkeln länger wird bei den ihre Samenlappen über den Boden erhebenden Pflanzen[1]. Bei Cactus speciosus hat sogar Sachs im Dunkeln kürzer bleibende Internodien beobachtet.

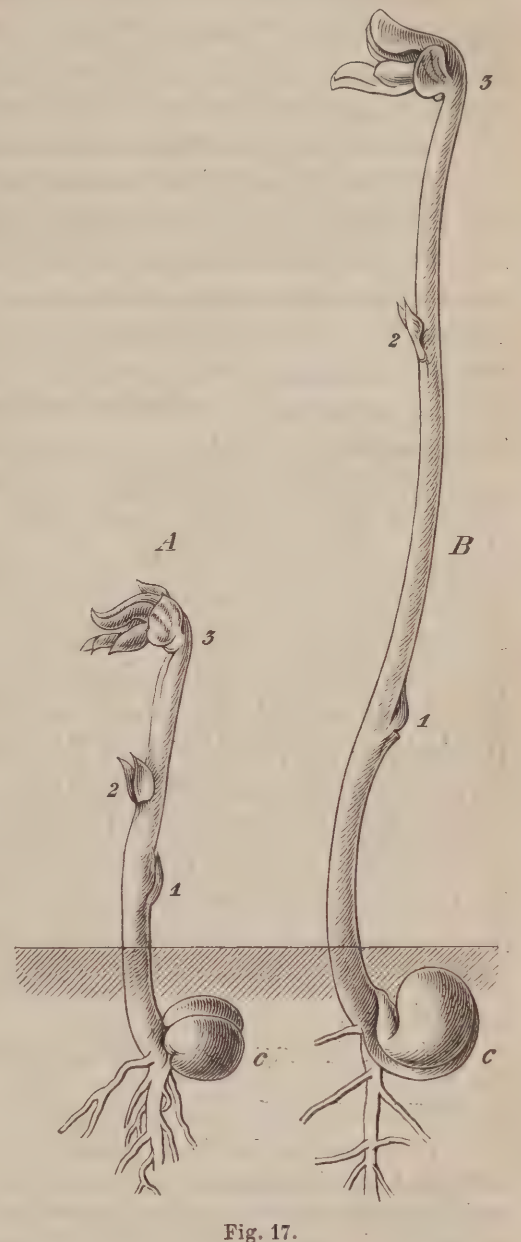


Fig. 17.

Aber nicht alle Laubblätter erlangen im Dunkeln nur geringe Grösse. So fallen viele langgestreckte Blätter der Monocotylen im Dunkeln länger[2], aber schmäler aus, und Beta vulgaris liefert u. a. ein Beispiel eines breiten, bei Etiolement erhebliche Grösse erreichenden Blattes. Die Ueberverlängerung der meist längere Zeit an der Basis intercalar wachsenden Blätter ist übrigens zweckentsprechend, um diese auch dann über den Boden zu erheben, wenn eine Zwiebel reichlich tief in den Boden gepflanzt ist, oder um sie aus umhüllenden und verdunkelnden Blattscheiden um so sicherer hervorzutreiben. Dem entsprechend bleiben nach Sachs (l. c., p. 11) insbesondere solche Blätter im Dunkeln klein, die naturgemäss frühzeitig aus der Knospenlage treten. Rauwenhoff's[3] Ausspruch, dass wesentlich solche

---

1) Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage, p. 13 ff.
2) Ausnahmen siehe bei Walz, Botan. Jahresb. 1875, p. 787.
3) Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 5, p. 311.

Blätter im Dunkeln in geringem Grade sich entwickeln, deren Oberseite und Unterseite im anatomischen Bau wesentlich differiren, ist mit Rücksicht auf langgestreckte Blätter wohl kaum zu verallgemeinern. Uebrigens etioliren Blattstiel und Blattspreite in spezifisch verschiedenem Maasse.

Mit einer Ueberverlängerung etiolirender Internodien muss nicht nothwendig der Querdurchmesser immer abnehmen. Freilich kommt solches auch bei Internodien häufiger vor, doch wird u. a. bei Lupinus termis das etiolirende hypocotyle Glied wesentlich dicker[1]).

Wenn bei den im Dunkeln cultivirten Pflanzen die Wurzeln öfters nicht länger oder sogar kürzer als am Licht ausfielen[2]), so wird dieses wohl die Folge von Nährstoffmangel oder irgend welcher anderer Wirkungen sein, da ja Wurzeln thatsächlich im Dunkeln schneller wachsen (vgl. p. 137). Eine nur wenig oder nicht abweichende Gestaltung erreichen im Dunkeln vielfach die Blüthen, welche zudem unter diesen Umständen ihre Farben, so weit sie nicht vom Chlorophyll abhängen, sehr gewöhnlich so gut wie am Licht ausbilden (I, § 61).

Spezifische Unterschiede analoger Art bieten gleichfalls die Cryptogamen, insbesondere auch die nie chlorophyllführenden Pilze. Eine mehr oder weniger ansehnliche Ueberverlängerung erfahren u. a. der einzellige Pilobolus microsporus[3]) und Phycomyces nitens[4]). Dasselbe trifft zu für den Hutstiel von Coprinus stercorarius, während derselbe im Dunkeln kleiner bleibt bei Coprinus ephemerus[5]). Letzterer bildet im Finstern den Hut nicht aus, der bei Coprinus stercorarius ohne Licht, allerdings nur bei einer 15° C. überschreitenden Temperatur entstehen kann (dieses Buch p. 124), Stiel und Hut von Coprinus ephemerus haben noch die interessante Eigenschaft, bei verlängertem Aufenthalt im Dunkeln schlaff, bei zeitiger Einwirkung von Licht aber wieder in den straffen turgescenten Zustand übergeführt zu werden. Zur Ausbildung der Sporangien bedarf der schon erwähnte Pilobolus microsporus der Beleuchtung. Die aus den Sclerotien von Peziza Fuckeliana hervorsprossenden Pilze stellen nach Winter[6]) im Dunkeln ihr Wachsthum ein. Auf manche andere Pilze hat das Licht keinen hervorstechenden Einfluss, jedenfalls aber vermögen nicht alle Pilze im Dunkeln ihre ganze Entwicklung zu durchlaufen, wie übrigens auch schon E. Fries[7]) bemerkte[8]).

Um Keimung einzuleiten, bedürfen nach Borodin[9]) und Anderen jedenfalls

---

1) G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 232. Vgl. ferner Rauwenhoff, l. c., p. 319. Die Annahme von C. Kraus (Ueber einige Beziehungen d. Lichtes zur Stoff- und Formbildung 1878, p. 8, Separatabz. aus Wollny's Forschungen auf d. Gebiete der Agrikulturphysik, Bd. 2), bei Ueberverlängerung müsse immer der Durchmesser abnehmen, ist somit irrig.

2) Lit. vgl. Nobbe u. Walz, p. 133 dieses Buches. Ferner Famintzin, Bot. Ztg. 1873, p. 366; Strehl, Unters. über Längenwachsthum 1874, p. 24; Godlewski, Bot. Ztg. 1879, p. 91.

3) Ueber die Bedeutung d. Lichtes für die Entwicklung d. Pilze, Bot. Ztg. 1877, p. 402.

4) Vines, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 134.

5) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 87, 108, 114.

6) Bot. Ztg. 1874, p. 1. 7) System. orbis vegetab. 1825, I, p. 42.

8) Anderweitige Angaben über Pilze u. a. bei J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 475; Sorokin, Bot. Jahresb. 1874, p. 214; G. Kraus, Bot. Ztg. 1876, p. 506; Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 30; Schulzer v. Müggenburg, Flora 1878, p. 120.

9) Bullet. d. l'Acad. de St. Pétersbourg 1868, Bd. 13, p. 432. Ferner P. Schmidt, Ueber

viele Farrensporen des Lichtes. Die Sporen von Equisetum keimen dagegen nach Sadebeck[1] auch im Dunkeln, obgleich das Prothallium ohne Licht nicht gedeihen kann. Ohne Licht keimen aber wieder nicht nach Borodin (l. c., p. 438) die Sporen von Polytrichum commune und nach Leitgeb[2] die von Duvallia und Preissia. Auch die Brutknospen von Marchantia polymorpha entwickeln sich im Dunkeln nicht weiter[3]. Auf Keimung der Pilzsporen scheint dagegen nach H. Hoffmann[4] Licht keinen merklichen Einfluss zu üben. Von phanerogamischen Samen ist bisher nur für Viscum die Nothwendigkeit einer genügenden Beleuchtung zur beginnenden Entwicklung bekannt[5]. Natürlich bedarf es spezifisch differenter Helligkeitsgrade, und für Lebermoose reicht nach Leitgeb[6] eine schwache, zur Keimung der Sporen genügende Beleuchtung nicht aus, um die Entstehung der Keimscheibe am Keimschlauche zu erzielen.

In anatomischer Hinsicht pflegen in den im Dunkeln erwachsenen Pflanzentheilen, mögen sie nun grösser oder kleiner als die Lichtpflanzen ausfallen, die Wandungen der Festigungselemente in geringerem Grade verdickt zu sein[7]. Es macht sich dieses schon durch geringere Festigkeit der etiolirten Pflanzen bemerklich und tritt bei anatomischer Untersuchung sofort in bemerklicher Weise hervor. Aus den näheren Untersuchungen von G. Kraus[8], Batalin[9], Rauwenhoff[10] ergeben sich auch in dieser Hinsicht wieder spezifische Verschiedenheiten der Pflanzen, welche im Näheren in den citirten Arbeiten nachzusehen sind. Während in manchen Pflanzentheilen sogar die Zahl der Gefässbündel in den Dunkelpflanzen vermindert ist, haben in anderen nur die in gleicher oder in geringerer Zahl vorhandenen Elementarorgane weniger verdickte Wandungen. Zuweilen tritt dieses an bestimmten Geweben auffallender hervor, als an anderen, und so unterbleibt in manchen Dicotylen die Wandverdickung in höhe-

---

einige Wirkungen d. Lichtes auf Pflanzen 1870, p. 20; Kny, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 4; G. Beck, Bot. Ztg. 1878, p. 780. Ausnahmen noch A. Schelting, Botan. Jahresb. 1875, p. 328.

1) Bot. Ztg. 1877, p. 44. Ueber Etiolement von Farrenprothallien vgl. Prantl, Bot. Ztg. 1879, p 701.

2) Die Keimung d. Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht 1876, p. 3. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1876, Bd. 74, Abth. I.

3) Borodin, l. c. Pfeffer, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1871, Bd. 1, p. 80.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 321. Nach de Bary keimen die Sporen von Peronospora manocarpa besser und rascher im Finstern, Annal. d. scienc. naturell. 1863, IV sér., Bd. 20, p. 37.

5) Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen 1878, I, p. 42. — Die Lit. über den Einfluss des Lichtes auf Keimung anderer Samen ist reich an Widersprüchen. Vgl. Nobbe, Samenkunde 1876, p. 239; Hunt, Bot. Ztg. 1851, p. 307; R. Hoffmann, Jahresb. d. Agrikulturchemie 1864, Bd. 8, p. 108.

6) L. c., p. 5.

7) Auf die geringere Verholzung der Elementarorgane von Dunkelpflanzen wurde schon von de Candolle hingewiesen (Physiol. végét. 1832, Bd. 3, p. 1076).

8) Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209.

9) Bullet. d. l'Acad. de St. Pétersbourg 1871, Bd. 15, p. 21.

10) Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 5, p. 267. — Auf die grössere Weichheit etiolirter Pflanzen machte schon Hales (Statik 1748, p. 188) aufmerksam. Knight (Philosoph. transact. 1801, II, p. 348) zeigte, dass von Erde entblösste Wurzeln festeres Holz bilden. Dass das Lagern des Getreides eine Folge der geringeren Tragfähigkeit etiolirter Stengeltheile ist, wurde schon I, § 52 mitgetheilt.

rem Grade in den Collenchymzellen, als in den dickwandigen Elementen der Gefässbündel. Weiter pflegt an den etiolirten Blättern das Schwammparenchym hinsichtlich seiner Gestaltung in höherem Grade von den am Licht erwachsenen Blättern abzuweichen, als das Pallisadenparenchym[1]. Auch werden manche Stengel und Blätter im Dunkeln oder am Licht hohl, während andere in dieser Hinsicht keine Differenz ergeben[2].

In den sich überverlängernden Internodien, Blättern, Blüthentheilen sind die Zellen (indess nicht alle) gewöhnlich länger, als in den Lichtpflanzen, doch pflegt mit dem gesteigerten Wachsthum auch die Zellenzahl in longitudinaler Richtung vermehrt zu werden[3]. Mit dem Wachsthum wird auch die Zelltheilung beschränkt, doch unterbleibt diese nicht ganz in den Blättern, welche ein gewisses Wachsthum im Dunkeln ausführen[4].

Ist das Licht nicht gänzlich ausgeschlossen, so fallen die sich überverlängernden Organe im Allgemeinen um so kürzer aus, je intensiver die sie treffende Beleuchtung ist. Dagegen wird das Wachsthum der im Dunkeln klein bleibenden Organe bei Beleuchtung ausgiebiger, und dem entsprechend wird eine maximale Grösse bei einer gewissen Beleuchtung erreicht. Die Erklärung für diese Thatsachen ist schon im vorigen Paragraphen gegeben (vgl. ebenda die Tabelle auf p. 137).

Die Wirkungen der gänzlichen oder partiellen Lichtentziehung sind zunächst nur locale, d. h. machen sich zunächst nur an den verdunkelten Pflanzentheilen bemerklich. Schon Senebier[5], der Blätter partiell durch Umlegung von Staniol verdunkelte, erkannte diese Thatsache, welche weiterhin durch verschiedene Forscher, wie Sachs, G. Kraus u. A., bestätigt wurde. Der gegenseitigen Beeinflussungen halber gehen aber abnorme Vorgänge in einem Gliede nicht spurlos an anderen Pflanzenorganen vorüber. So hat auch Godlewski[6] gezeigt, dass an Keimpflanzen von Raphanus sativus ein gesteigertes Wachsthum des hypocotylen Gliedes das Wachsthum der Cotyledonen beeinträchtigt, und umgekehrt. Diese Erfahrungen wurden an Keimpflanzen gewonnen, die in kohlensäurefreier Luft cultivirt wurden, während durch entsprechende Umhüllung entweder nur die Cotyledonen oder das hypocotyle Glied verdunkelt waren. Auch das aus der Tabelle auf p. 137 ersichtliche Zurückbleiben der Wurzeln an den bei mangelhaftem Lichtzutritt erzogenen Pflanzen ist eine solche Correlation des Wachsens, die zum Theil unter diesen Umständen wohl davon abhängig ist, dass die stärker wachsenden Organe durch Consum grösserer Nährstoffmengen die anderen Organe benachtheiligen.

---

1) Vgl. G. Kraus, l. c., p. 231; Rauwenhoff, l. c., p. 310. — Vgl. auch Stahl, Bot. Ztg. 1880, p. 868.

2) Vgl. Rauwenhoff, l. c., p. 284, 285 u. a.; de Vries, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. I, p. 244.

3) Näheres bei G. Kraus, l. c., p. 234; Rauwenhoff, l. c., p. 285. — Für Wurzeln vgl. Strehl, Unters. über Längenwachsthum d. Wurzel 1874, p. 51.

4) Vgl. G. Kraus, l. c., p. 259; Batalin, Bot. Ztg. 1871, p. 676; Prantl, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 384; Rauwenhoff, l. c., p. 310.

5) Physikal.-chem. Abhandl. 1785, II. Thl., p. 47 u. 103.

6) Bot. Ztg. 1879, p. 105.

Das Etiolement wurde als ein vom Lichtmangel abhängiger Vorgang bereits von Ray[1]) und Bonnet[2]) erkannt. Schon Letzterer, namentlich aber Senebier[3]) und de Candolle[4]), schilderten die äusserlich wahrnehmbaren Eigenschaften der etiolirten Theile und erkannten das spezifisch ungleiche Verhalten verschiedener Pflanzen und Pflanzentheile. Weiterhin haben dann namentlich Sachs[5]), G. Kraus u. a. oben genannte Forscher die Kenntnisse über diesen Gegenstand erweitert.

Blüthen. Senebier erkannte (l. c., p. 52), dass die Blüthen von Crocus und Tulipa im Dunkeln sich normal gestaltet und gefärbt entwickeln, und de Candolle (l. c., p. 1081) vermuthete, dass abnorme Bildung verdunkelter Blüthen nur Folge einer mangelhaften Ernährung, hervorgebracht durch Verdunklung der Laubblätter, sei. Trotz dieser richtigen Auffassung hat die fernere Literatur vielfache Widersprüche aufzuweisen, die erst durch die Untersuchungen von Sachs[6]) geklärt wurden, aus welchen die Richtigkeit von de Candolle's Anschauung sich ergab. Zwiebeln und Knollen von Tulipa, Crocus, Hyacinthe liefern im Dunkeln normale Blüthen. Wo diese aber durch Vermittlung der in Laubblättern zu producirenden Nährstoffe sich ausbilden, konnte Sachs wie gewöhnlich gestaltete Blüthen erziehen, als er nur die Blüthenstände verdunkelte, die Laubblätter aber am Licht liess. Auf diese Weise hat Sachs u. a. die Blüthen von Tropaeolum majus, Cheiranthus cheiri, Phaseolus multiflorus, Ipomaea purpurea, Nicotiana rustica sich ausbilden, einige sogar Früchte tragen sehen, wenn die noch ganz jugendliche Blüthen tragenden Aeste ins Dunkle geführt wurden. Solche Versuche lassen sich bequem mit dem in Fig. 18 abgebildeten Apparat anstellen. Die median halbirt gezeichnete Thonschüssel *t* hat in der Mitte eine Oeffnung, durch welche der Blüthenstand *b* mit Hülfe eines halbirten Korkes *k* eingeführt wird. Um den noch wachsenden Pflanzentheilen Spielraum zu lassen, muss die Durchbohrung des Korkes genügend weit genommen und Lichtabschluss durch Verstopfen mit schwarzer Wolle erzielt werden. In der Schale befindet sich dunkler Sand, in welchen der schwarze Pappcylinder *z* eingedrückt wird.

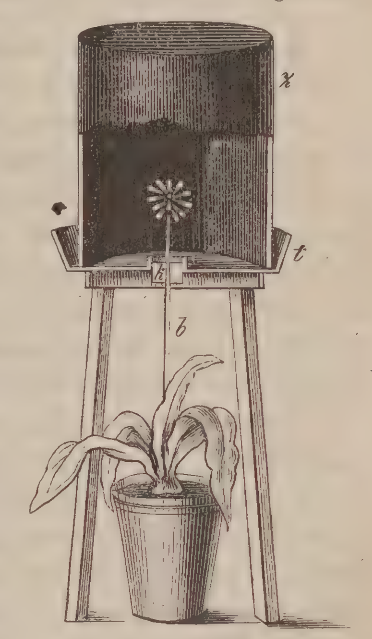


Fig. 18.

Gewisse Abweichungen bietet übrigens die Gestaltung der Blüthen, da, abgesehen vom Chlorophyll, auch andere Farben in einzelnen Fällen sich im Dunkeln nicht bilden[7]) und u. a. die Perigonröhre von Crocus eine Ueberverlängerung erfährt (Sachs, l. c., 1863, p. 21). Bei der spezifisch ungleichen Reactionsfähigkeit der Pflanzenorgane könnte es übrigens nicht überraschen, wenn fernerhin auch im Dunkeln sich anders verhaltende Blüthen gefunden werden sollten.

Die Niederblätter der im Boden befindlichen Rhizome erhalten diese unvollkommene Ausbildung zum Theil nur in Folge des gehemmten Luftzutrittes. So hängt es nach Nägeli[8]) bei den Hieracien nur von der Beleuchtung ab, ob der Ausläufer mit Niederblättern oder Laubblättern besetzt ist, und ebenso verhält es sich nach Göbel mit den Ausläufern von Circaea, während bei Adoxa, Paris quadrifolia u. a. die Schuppenblätter am Licht ihre Gestaltung nicht aufgeben.

---

1) Historia plantarum 1686, Bd. 1, p. 15.

2) Unters. über d. Nutzen d. Blätter, übers. von Arnold, 1762, p. 122—189.

3) Phys.-chem. Abhandl. 1785, II. Thl., p. 52, 103, 110 u. a.

4) Physiolog. végétale 1832, Bd. 3, p. 1078. De Candolle nahm irrig an, dass nur grüne Pflanzentheile etioliren.

5) Bot. Ztg. 1863, Beilage.

6) Bot. Ztg. 1863, Beilage, p. 17, u. 1865, p. 117. Die ältere Lit. ist hier nachzusehen.

7) Vgl. I, § 61. — Hier ist die ausserdem die Erfahrungen von Sachs bestätigende Arbeit von Askenasy (Bot. Ztg. 1876, p. 1) citirt. — Vgl. ferner Walz, Botan. Jahresb. 1875, p. 786.

8) Ueber die Innovation bei den Hieracien, Sitzungsb. d. Münch. Akad. 1866, II, p. 299.

Von der grossen Periode der sich im Dunkeln überverlängernden Organe war bereits II, § 17 die Rede. Es ist dort mitgetheilt, dass an den Dunkelpflanzen das Maximum der Zuwachsbewegung häufig, jedoch nicht immer, zeitlich später, als an den unter gleichen Bedingungen cultivirten Lichtpflanzen beobachtet wird und dass diese zuweilen ein wenig früher ihr Wachsthum einstellen. Für die nur beschränkt und kurze Zeit im Dunkeln wachsenden Organe stellt sich natürlich ein anderes Verhältniss gegenüber den Lichtpflanzen heraus.

Die Ursachen der Lichtwirkung.

§ 32. Ueber die nächste Wirkung des Lichtes und über die Mittel, durch welche im Näheren die als Thatsache sich ergebenden Erfolge erreicht werden, ist noch wenig Sicheres bekannt. Indem wir zunächst die retardirende Wirkung des Lichtes ins Auge fassen, berücksichtigen wir zugleich die durch Verdunkelung an allen Pflanzen erzielte Beschleunigung des Wachsens und diejenigen Erfolge, welche an den im Finstern sich überverlängernden Pflanzentheilen eben durch anhaltendes beschleunigtes Wachsen erreicht werden. Es soll übrigens hiermit nicht ausgeschlossen sein, dass bei anhaltender Lichtentziehung nicht noch besondere Verhältnisse in qualitativer oder quantitativer Hinsicht ins Gewicht fallen können.

Zwar ist noch nicht näher bekannt, welche der für das Wachsen maassgebenden Factoren in Folge der Lichtwirkung variiren, doch dürften die hierdurch erzielten Erfolge theils durch Veränderung des Turgors, theils durch anderweitige Beeinflussung des Zellhautwachsthums erzielt werden, das hinwiederum von verschiedenen Umständen, u. a. von Zufuhr geeigneten Wachsthumsmaterials, sowie von Molecularstructur der Wandung abhängt (Kap. IV). In allen Fällen ist aber zu beachten, dass die Variation der zur mechanischen Ausführung dienenden Factoren nicht die directe Lichtwirkung vorstellen muss, sondern mit der nächsten auslösenden Wirkung dieser in der Pflanze weitläufig verkettet sein kann.

Eine Senkung der Expansionskraft in Folge der Beleuchtung kommt nachweislich in den Bewegungsgelenken von Phaseolus u. s. w. zu Stande, und da an Stelle elastischer Dehnung in diesen Wachsthum als Bewegungsmittel in den sonst gleich reagirenden, tägliche Bewegung ausführenden Blattorganen tritt, so ist dieses durch Beleuchtung verlangsamte Wachsthum offenbar als Folge jener verminderten Expansionskraft anzusehen (vgl. II, § 58). Als Ursache der heliotropischen Krümmungen bringt das Licht freilich einen auf der Convexseite relativ gesteigerten Turgor zu Wege, wirkt indess auch noch in anderer Weise verschieden auf Wachsthum der concav und convex werdenden Seite (vgl. II, § 67). Eine spezifische Wirkung auf die Ausbildung der Zellhaut ergibt sich ferner aus der geringen Ausbildung der sonst verdickten Wandungen in Pflanzen, die im Dunkeln oder in mässiger Beleuchtung erzogen wurden. Dieses ist nicht einfach von gesteigertem Längenwachsthum abhängig, da Gleiches auch ohne merkliche Ueberverlängerung beobachtet wird. Durch welche Beeinflussung das Licht im Näheren das Wachsthum der Zellhaut modificirt, lässt sich nicht bestimmt sagen. Aus dem Kap. IV geht übrigens hervor, dass hier verschiedene Ursachen maassgebend sein könnten.

In allen Fällen wird also empirische Erfahrung zu entscheiden haben, auf

welche Ursache oder auf welchen Complex von Ursachen in gegebenen Fällen die Erfolge zu schieben sind. Die Ueberverlängerung der Internodien rührt übrigens sehr oft nicht von gesteigertem Turgor her, denn dieser erwies sich in einer Anzahl von Herrn Weng vorgenommener Untersuchungen (nach der zur Contraction nöthigen Salzlösung) für correspondirende jüngere und ältere Entwicklungsstadien verschiedener im Licht, resp. im Dunkeln gezogener Keimpflanzen gleich hoch und war in einigen sich stark verlängernden Pflanzen sogar im Dunkeln geringer. Es dürfte also hier die geringe Verdickung der Haut die wesentlichste Ursache des ausgiebigeren Längenwachsthums abgeben [1]. Hierin liegt übrigens dann die nächste Ursache der Ueberverlängerung im Dunkeln, denn die Gewebespannung ist eben nur Folge der modificirten Qualität und Wachsthumsfähigkeit der Gewebecomplexe, fällt aber natürlich in der schon früher (II, § 7) dargelegten Weise für den Verlauf des Wachsens ins Gewicht.

Deshalb kann immerhin noch die zunächst durch eine Verdunklung erzielte Beschleunigung des Wachsthums Folge vermehrter Turgordehnung der Wandungen sein, und sowohl die Erfahrungen an Bewegungsgelenken, als auch die gleichsinnige Zunahme der Gewebespannung (II, § 10 u. 11) lassen diesen Factor als wesentlich mitwirksam für die durch Verdunklung erzielte Wachsthumsbeschleunigung vermuthen. Uebrigens können von Zufuhr und Verwendung des Wachsthumsmaterials abhängige Wachsthumshemmungen ebenfalls schnell zur Geltung kommen, wie ja die Erfahrung lehrt, dass mit Entziehung des Sauerstoffs, trotz Fortdauer des Turgors, das Wachsthum augenblicklich stille steht. Der Schnelligkeit der Reaction halber kann man jedenfalls keinen Unterschied zwischen den nächsten Ursachen der durch Verdunklung sogleich und bei fortgesetzter Dauer erzielten Erfolge postuliren [2]. Auch ohne einen zwingenden Grund wird man im Allgemeinen gern geneigt sein, die auslösende Wirkung des Lichtes innerhalb des Protoplasmas, als des lebendigen Organismus der Zelle, zu suchen, aber selbst dann können sich die für das Wachsthum unmittelbar entscheidenden mechanischen Vorgänge ausserhalb des Protoplasmas vollziehen. Vines' [3] Annahme, die Wirkung des Lichtes bestehe in einer Vermin-

1) De Vries (Bot. Ztg. 1879, p. 852) sieht den höheren Turgor unrichtigerweise als den entscheidenden Factor an.

2) Godlewski (Bot. Ztg. 1879, p. 121) stützt sich auf diesen Grund.

3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, p. 144. Uebrigens vermisst man bei Vines ein strenges Auseinanderhalten von auslösender Wirkung des Lichtes und den nächsten mechanischen Ursachen des Wachsens. — Offenbar hat Vines sich die mechanischen Probleme nicht genügend klar gemacht, wenn er (p. 146) die schnelle Senkung des Turgors nur durch eine Contraction des Protoplasmas erklärbar hält. Schon viele chemische Reactionen und ferner die plötzliche Ausfällung von Eiweissstoffen im Zellsaft der Drüsenhaarzellen des Blattes von Drosera lehren denn doch zur Genüge, dass moleculare Anziehungskräfte auch ausserhalb des Protoplasmas plötzlich variiren können. Für die Schnelligkeit einer Wasserabgabe nach Aussen ist es aber überhaupt gleichgültig, ob durch eine Contraction des Protoplasmas oder durch verminderte Pumpkraft der im Zellsaft oder Protoplasma gelösten Stoffe die Ursache geschaffen wird. Uebrigens hat mich Vines unrichtig verstanden, wenn er mir die bestimmte Ansicht zuschreibt, ich halte gerade eine verminderte osmotische Leistung im Zellsaft für maassgebend. Dass der Ort, wo derartige Dinge vor sich gehen, in concreten Fällen sehr wohl verschieden sein mag, geht aus meinen Darstellungen hervor, ebenso dass ich den Ort der Reaction für die als Beispiele herangezogenen Fälle noch als unbekannt annehme (vgl. auch II, § 52).

derung der Beweglichkeit der Micellen des Protoplasmas, ist eine Hypothese, die durch Thatsachen nicht besser gestützt wird, als viele andere Hypothesen, die man leicht aufstellen könnte.

Nur bei denjenigen Pflanzen, deren Wachsthum im Dunkeln gehemmt wird, bedarf es zur Herstellung des wachsthumsfähigen Zustandes des Lichteinflusses. Diese Lichtwirkung ist jedenfalls gesondert zu betrachten, obgleich sehr wohl möglich, jedoch nicht nothwendig ist, dass die erzielten Reactionen bis zu einem gewissen Grade mit den retardirenden Wirkungen des Lichtes übereinstimmen, die in allen wachsthumsthätigen Pflanzen in Betracht kommen.

Jedenfalls ist Mangel an Nährmaterial nicht die Ursache, dass im Dunkeln das Wachsthum zum Stillstand kommt. Bei Pilzen, von denen einige durch Licht in den phototonischen Zustand versetzt werden müssen, ist ja das Licht überhaupt für den Gewinn organischer Nahrung nicht nothwendig, und auch in manchen Samenlappen steht das Wachsthum stille, während noch reichlich Reservestoffe darin vorhanden sind[1]). Ferner wird das Wachsthum von Blättern und anderen Pflanzentheilen durch Licht auch dann angeregt, wenn bei Aufenthalt in kohlensäurefreier Luft die Production organischer Substanz ausgeschlossen ist. Unter diesen Umständen unterbleiben die Erscheinungen des Etiolements, und, soweit der Nährstoffvorrath es gestattet, gestalten sich die Pflanzen wie unter den normalen Vegetationsbedingungen, obgleich die Trockensubstanz nicht ansehnlicher als bei Dunkelpflanzen ausfällt. Es ist solches speziell für Raphanus sativus von Godlewski[2]) constatirt, und zu gleichem Resultat führen die Experimente von Vines[3]), in denen theilweise ganze Pflanzen in kohlensäurefreier Luft sich befanden, theilweise in solche Triebe von Pflanzen eingeführt waren, welche ausserdem unter den gewöhnlichen Vegetationsbedingungen standen. Ebenso entwickelten sich in Versuchen Vines' die durch Eisenmangel chlorophyllfrei gehaltenen Blätter am Licht ähnlich, wie assimilirende grüne Blätter.

Da nun in den im Dunkeln klein bleibenden Blättern ein hoher Turgor bestehen kann (nach eigenen Erfahrungen), so muss die Ursache des mangelhaften Wachsens hier nicht in zu geringer Dehnung der Zellhaut, sondern in anderen, das Zellhautwachsthum beeinflussenden Factoren liegen. Am wahrscheinlichsten mag es immerhin dünken, dass hier das Licht zur Schaffung der zum Zellhautwachsthum nöthigen Nährlösung nöthig ist, mag es sich dabei nun um durch Beleuchtung angeregte Stoffmetamorphosen oder um Transport gegebener Stoffe in die Zellhaut handeln. Allerdings kann auch die Beleuchtung bedeutungsvoll für den Turgor werden, da (vgl. II, p. 140) Stiel und Hut von Coprinus ephemerus im Dunkeln endlich schlaff, am Licht wieder straff werden. Offenbar wird hier durch vom Licht veranlasste Metamorphosen das zur Erzie-

---

1) Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage p. 28; G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 212. Auch Batalin, Bot. Ztg. 1871, p. 672.

2) Bot. Ztg. 1879, p. 89. Vgl. auch § 39 u. 40. Auf p. 191 (Bd. I) ist ein zu solchen Versuchen geeigneter Apparat abgebildet. Um einzelne Sprosse in kohlensäurefreie Luft zu führen, kann eine Zusammenstellung nach dem Muster von Fig. 18, p. 143, dienen, indem an Stelle der Thonschüssel ein Glas- oder Porzellangefäss, an Stelle des Pappcylinders eine Glasglocke gesetzt wird. Durch Eingiessen von Kalilauge in das Gefäss *g* wird die Kohlensäure abgehalten.

3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 120.

lung der osmotischen Wirkung nöthige Material geschaffen. Möglich, dass auch Metamorphosen, die nicht immer eine wesentliche Modification des Turgors zur Folge haben müssen, in noch anderen Fällen vom Licht abhängig sind. Aus der Nichtverwendung von vorhandenem Nährmaterial ist dieses nicht ohne Weiteres zu folgern, da der Consum dieses Materials auch dann unterbleiben muss, wenn aus anderen Gründen das Wachsthum stille steht. Ebenso ist kein entscheidendes Argument aus der Nachwirkung einer längeren oder kürzeren Beleuchtung zu nehmen, die sich in dem einige Zeit im Dunkeln fortgesetzten Wachsen zu erkennen gibt[1]).

Obige Auseinandersetzungen sind vollkommen ausreichend, um die Unhaltbarkeit aller der Anschauungen darzuthun, welche auf Mangel an Nährstoffen die Ursache des Etiolements zu schieben suchten. Es ist dieses von G. Kraus[2]) geschehen, der das Kleinbleiben der Blätter damit erklärte, dass dieselben auf autochthone Assimilationsproducte angewiesen seien, übrigens sich schon genöthigt sah, eine stoffumsetzende Wirkung des Lichtes für die Fälle anzunehmen, in denen trotz vorhandener Nährstoffe die Blätter nicht wuchsen. Selbstverständlich kann auch Mangel an Nährstoffen Wachsen verhindern, und wie dieser Umstand hat auch die gegenseitige Beeinflussung der Organe einen gewissen Einfluss auf die im Dunkeln erzielten Erfolge (vgl. II, p. 142). Doch ist es nach den beigebrachten Thatsachen ein Irrthum, wenn allein auf solche Beeinflussung das Kleinbleiben der Blätter u. s. w. geschoben wird, wie das von Rzentowsky[3]), Mer[4]) und C. Kraus[5]) geschehen ist. — Da die Zelltheilung erst Folge des Wachsthums ist, so ist auch Batalin's[6]) Annahme irrig, nach der die Blätter klein bleiben, weil im Dunkeln keine Zelltheilungen stattfinden.

Wirkung der Strahlen verschiedener Brechbarkeit.

§ 33. Hinsichtlich der Wirkungen verschieden brechbarer Strahlen auf das Wachsthum ist bislang der Erfolg kurz- und langdauernder Wirkung nicht genügend auseinander gehalten worden. Die Nothwendigkeit, dieses zu thun, leuchtet aber ein, wenn man bedenkt, dass die für Herstellung des Phototonus besonders wirksamen Strahlen nicht dieselben sein müssen, welche das Wachsthum am stärksten hemmen. Auch fällt bei Ausdehnung des Versuchs in blauem Licht eventuell die geringe assimilatorische Wirkung dieses Spectralbezirkes und der hierdurch herbeigeführte Nahrungsmangel ins Gewicht.

Nach den vorliegenden Thatsachen wird Wachsthum und Gestaltung verschiedener Pflanzen nicht in gleicher Weise in verschiedenen Spectralbezirken beeinflusst. Der Regel nach wirkt die stärker brechbare Hälfte des Spectrums (blau und ultraviolett) ähnlich wie Tageslicht, während unter dem Einfluss der schwächer brechbaren Strahlen (gelb bis ultraroth) das Wachsthum wie im Dunkeln oder wenigstens wie in sehr stark gedämpftem Tageslicht verläuft.

---

1) Vgl. hierzu Batalin, Bot. Ztg. 1871, p. 675. — Man versteht übrigens auch leicht, warum ein zeitweiser Aufenthalt im Licht zur Folge hat, dass sich überverlängernde Internodien im Dunkeln weniger lang werden, als solche, welche von Anfang an in Finsterniss sich befinden. Vgl. z. B. Strehl, Unters. über d. Längenwachsthum 1874, p. 25 u. 52; Askenasy, Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1878, N. F. II, Bd. 2, p. 77.

2) L. c., p. 212. 3) Botan. Jahresb. 1876, p. 745.

4) Bullet. d. l. soc. botan. d. France 1875, Bd. 22, p. 190. 5) Flora 1878, p. 145.

6) Bot. Ztg. 1871, p. 674. Vgl. dazu Prantl, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, p. 384.

An Phycomyces nitens konnte Vines[1]) keine Aenderung der Zuwachsbewegung messen, als er in einstündigen Intervallen Dunkelheit und Beleuchtung mit einem durch Kalibichromatlösung gehenden Licht wechseln liess, während anscheinend derselbe Erfolg wie am Tageslicht herauskam, wenn das durch Lösung von Kupferoxydammoniak passirende Licht in Anwendung kam. In diesem war ein Theil der grünen, sowie die blauen und stärker brechbaren Strahlen vereinigt, während die minder brechbare Hälfte des Spectrums, also etwas grüne, ferner gelbe, orange und rothe Strahlen die Lösung von Kalibichromat passirten.

Ausserdem liegen wesentlich nur Erfahrungen über den Erfolg länger dauernder Einwirkung vor, die übrigens gleichfalls die blaue Spectralhälfte als die gewöhnlich besonders wirksame kennen lehren, nach den von Sachs[2]), G. Kraus[3]), Brefeld[4]), Vines[5]) angestellten Versuchen. Im blauen Licht erwachsene Keimpflanzen gestalten sich, soweit die Nährstoffe reichen, den am Tageslicht erzogenen ähnlich, während sie in der minder brechbaren Spectralhälfte (hinter Kalibichromat) ähnlich wie im Dunkeln etioliren, übrigens öfters entschieden durch etwas geringere Länge der Internodien und etwas ansehnlichere Grösse der ergrünenden Blätter eine gewisse Wirkung der fraglichen Strahlen auf das Wachsthum anzeigen. Vines fand die durch Kalibichromat passirenden Strahlen auch dann wirkungslos, als er allein Sprossspitzen unter die mit diesem Medium gefüllten doppelwandigen Glocken führte, die übrige Pflanze aber am Tageslicht hielt, während hinter Kupferoxydammoniak eine ähnliche Gestaltung eintrat, wie im gemischten Licht. Schon aus diesen Erfolgen ergibt sich, dass die Ursache nicht in der in den blauen Strahlen geringeren Assimilationsthätigkeit liegen kann. Ferner kommt diese ja auch nicht in Betracht für die Pilze, unter denen ein ganz analoges Resultat von Brefeld mit Coprinus stercorarius und augenscheinlich noch anderen nicht genannten Arten gewonnen wurde.

Von obiger Regel gibt es indess Ausnahmen, da nach G. Kraus (l. c.) die Perithecienträger von Claviceps microcephala in gelbem und blauem Licht (Kalibichromat und Kupferoxydammoniak) gleiche Länge, im Mittel 30 mm erreichten, während sie im Dunkeln etwas länger, 36 mm, ausfielen[6]). Ferner

---

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 139. — Die Experimente wurden mit Hülfe doppelwandiger Glocken angestellt.

2) Bot. Ztg. 1864, p. 371. — Uebrigens geht die grössere Wirksamkeit der stärker brechbaren Strahlen schon aus Experimenten Senebier's hervor (Phys.-chem. Abhandl. 1785, Bd. 2, p. 29, u. Physiol. végétal. 1800, Bd. 4, p. 273), obgleich dieser durch seine in doppelwandige Glocken gebrachten farbigen Medien wohl keine strenge Separirung der Spectralbezirke erzielte. Widersprechend sind auch nicht die von Martius (Bot. Ztg. 1854, p. 82) und Hunt (ebenda 1851, p. 314) mitgetheilten Resultate. Dass auch in anatomischer Hinsicht die im gelben Licht erzogenen Pflanzen den Dunkelpflanzen ähnlich sind, constatirte Rauwenhoff, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 5, p. 282.

3) Bot. Ztg. 1876, p. 505.

4) Ebenda 1877, p. 407; Botan. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 96.

5) L. c., p. 120.

6) Nach Sorokin (Botan. Jahresb. 1874, p. 214) sollen sich einige Pilze schlechter im blauen Licht als im Dunkeln entwickelt haben.

keimen nach Borodin[1]) die Sporen von Farnkräutern im gelben, nicht aber im blauen Licht

Der als Regel eintretende Erfolg stimmt im Ganzen mit den Erfahrungen hinsichtlich des Heliotropismus, da dieser hinter einer Lösung von Kupferoxydammoniak wie am Tageslicht, hinter einer Lösung von Kalibichromat jedenfalls schwach und oft nicht merklich ist[2]). Im Näheren kommt allen Strahlen des Spectrums, ausgenommen den gelben, heliotropische Wirkung zu, doch ist die Wirkung der rothen Strahlen auf manche Pflanzen anscheinend gering, und die maximale Wirkung liegt in stärker brechbaren Strahlenbezirken, indess krümmt sich der schon erwähnte Claviceps microcephala gleich stark im gelben und blauen Licht (vgl. II, § 70).

Im Allgemeinen mag wohl das Verhältniss zwischen Brechbarkeit der Strahlen und der geradlinig fortschreitenden Zuwachsbewegung im Näheren durch eine ähnliche Curve dargestellt sein, wie sie für die heliotropische Wirksamkeit der Spectralbezirke sich ergibt. Entscheidende Untersuchungen fehlen und diese werden auch zu ermitteln haben, welch Bewandtniss es mit der nach Bert und G. Kraus nachtheiligen Wirkung der grünen Strahlen hat, die hinsichtlich der heliotropischen Wirkung eine der Curve entsprechende Ordinate liefern. Aus Bert's[3]) Mittheilungen kann ich freilich nur ersehen, dass Pflanzen von Mimosa pudica hinter grünem Glas, das übrigens die Strahlen anderer Spectralbezirke nur sehr stark schwächte, fast so schnell wie im Dunkeln starr wurden und zu Grunde gingen. Nach G. Kraus[4]) scheint hingegen Mimosa hinter alkoholischer Lösung von Kupferchlorid eher schlechter als im Dunkeln fortzukommen. Ferner werden nach diesem Autor die Perithecienträger von Claviceps microcephala in grünem Licht fast nur halb so lang, als in gelbem oder in blauem Licht. Hier handelt es sich also um eine nicht grüne Pflanze, und die besondere Wirkung kann nicht etwa darin liegen, dass die grünen Strahlen, weil sie von grünen Pflanzentheilen reflectirt werden, nicht zur Wirkung kommen. Eine solche Ansicht sprach einst Bert (1870, l. c., p. 76) aus, um späterhin (1878) eine direct schädliche Wirkung des grünen Lichtes anzunehmen. Mit der Angabe Bert's, dass Pflanzen hinter alkoholischer Chlorophylllösung ihr Wachsthum baldigst einstellen, steht die Beobachtung Gerland's[5]) in Widerspruch, nach der in dem von solcher Lösung durchgelassenen Licht Pflanzen sich wie in sehr gedämpftem Tageslicht entwickeln.

Fassen wir die Gesammtthätigkeit einer Pflanze ins Auge, so wird wohl irgend eine Wirkung im Organismus durch Strahlen jeder Wellenlänge erzielt. Einmal kommen Strahlen jeder Brechbarkeit insofern in Betracht, als sie durch Wärmebewegung die Temperatur des Pflanzenkörpers erhöhen. Ausserdem werden noch besondere Vorgänge durch Strahlen bestimmter Wellenlänge angeregt, und hier entscheidet durchaus die subjective Receptivität, welche Strahlenqualitäten in einer gegebenen Function wirksam eingreifen. Für jeden bestimmten, vom Licht beeinflussten Prozess kommen im Allgemeinen nur die Strahlen be-

---

1) Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1868, Bd. 13, p. 436.

2) Das Längenwachsthum negativ und positiv heliotropischer Pflanzentheile wird nach G. Kraus in gleicher Weise durch farbiges Licht beeinflusst.

3) Mém. d. l'Acad. d. scienc. phys. et naturell. d. Bordeaux 1870, Bd. 7, p. 28; Compt. rend. 1878, Bd. 87, p. 695.

4) L. c., p. 508.

5) Annal. d. Physik u. Chem. 1873, Bd. 148, p. 108.

stimmter Wellenlänge vorwiegend oder ausschliesslich in Betracht, und die z. B. das Wachsen mächtig beeinflussenden ultravioletten Strahlen haben für die Kohlensäurezersetzung keine Bedeutung. Wird also die Wirkung der verschiedenen Strahlenqualitäten auf die verschiedenen Functionen der Pflanze graphisch dargestellt, so erhält man über dem als Abscissenachse benutzten Spectrum in ihrem Verlaufe wesentlich von einander abweichende Curven, deren Maxima und Minima auf ganz andere Spectralbezirke fallen können und die lehren, dass die in einem bestimmten Prozess wirksamste Strahlenqualität für einen anderen Vorgang keine oder wenigstens nur sehr geringe Bedeutung hat. Die entscheidenden spezifischen Eigenschaften bringen es mit sich, dass für verschiedene Pflanzenarten die auf eine bestimmte Function bezügliche Curve nicht ganz identisch ausfällt, und dass auch hinsichtlich des Wachsens sogar bedeutende Differenzen vorkommen, ist oben mitgetheilt.

Halten wir uns allein an die als endlicher Erfolg bekannten Thatsachen, so wird eine hervorragende chemische Thätigkeit in der Pflanze, die Production organischer Substanz, nur durch die für unser Auge sichtbaren, und zwar am ausgiebigsten durch die uns gelb erscheinenden Strahlen veranlasst. Auch für die mit diesem Prozess verknüpfte Chlorophyllbildung fällt die Curve wenigstens einigermaassen ähnlich aus. Auf die uns als Wachsthum und Bewegungen (Blattbewegungen, Heliotropismus, Gewebespannung, Bewegungen des Protoplasmas und der Schwärmsporen) entgegentretenden mechanischen Leistungen (einschliesslich der Herstellung des Phototonus) haben der Regel nach die stärker brechbaren Strahlen den grössten Einfluss, und das Maximum der Curve pflegt in den violetten oder selbst ultravioletten Spectralbezirk zu fallen[1]. Diese Curve pflegt zwischen dem blauen und gelben Spectralbezirk die Abscissenachse zu schneiden. Die minder brechbaren Strahlen sind aber deshalb nicht ganz wirkungslos, wenigstens beginnt jenseits des gelben Spectralbezirkes, also durch eine indifferente Zone getrennt, wieder heliotropische Wirkung, die durch eine bis in das Ultraroth, freilich zu einem relativ geringen Maximum steigende Curve dargestellt wird. Vielleicht gilt Aehnliches auch für andere vom Licht beeinflusste Wachsthums- und Bewegungsvorgänge, und möglicherweise ist das oben erwähnte abweichende Verhalten einiger Pflanzen (Claviceps microcephala, Farnsporen) dahin zu interpretiren, dass die Ordinaten dieser zweiten Curve relativ ansehnliche Werthe erlangen. Weiter findet vielleicht die noch nicht näher ermittelte Beeinflussung des Wachsens durch die uns grün erscheinenden Strahlen ganz oder theilweise ihre Erklärung durch die Lage desjenigen Spectralbezirkes, in welchem die Ordinaten den Werth Null erreichen.

Wo es sich um Wachsthums- und Bewegungsvorgänge handelt, wird durch eine auslösende Lichtwirkung Spannkraft in Action versetzt, während mit der Production organischer Substanz potentielle Energie angehäuft wird. In beiden Fällen muss die aus dem endlichen Erfolg abgeleitete Curve nicht gerade genau anzeigen, welche Beziehungen zwischen Brechbarkeit der Strahlen und dem durch diese unmittelbar veranlassten Vorgang bestehen. Schon die ungleiche Absorption verschiedenwerthiger Strahlen in den Pflanzengeweben muss auf die über dem Spectrum construirte Wirkungscurve einen Einfluss haben, da ja die Strahlen in anderer relativer Mischung in das Innere gegebener Zellen eindringen (vgl. I, § 43). Ferner handelt es sich im endlichen Erfolg um ein Resultat, das vielleicht in sehr verwickelter Beziehung zu den durch bestimmte Strahlen direct erzielten Wirkungen steht; vielleicht auch einmal aus zwei verschiedenen, aber gleichzeitig durch dieselbe Strahlenqualität erzielten Auslösungen resultirt. Diese Erwägungen sind aber nothwendig geboten, um nicht voreilig aus der nach dem endlichen Erfolg construirten Curve Schlüsse auf die unmittelbare Wirkung von Strahlen bestimmter Brechbarkeit zu ziehen. Im näheren Verfolg dieses Themas darf auch nicht vergessen werden, dass selbst bei sonstiger Gleichwerthigkeit des receptiven Apparates dieselben Strahlen durch anderweitige Vermittlung verschieden wirken können. Bekannt ist ja, wie u. a. Bromsilber durch Beimengung gewisser Körper gegen Strahlen empfindlich gemacht werden kann, gegen die es sich sonst indifferent verhält. Weiter können die bezüglichen Curven mit steigender Intensität recht wohl andere relative Ordinatenwerthe liefern.

Vergleicht man die nach dem Erfolg in Pflanzen construirten Curven mit anderen, die subjective Receptivität für verschiedenwerthige Strahlen ausdrückenden Curven, so ist die nach dem Lichteindruck construirte Helligkeitscurve derjenigen ähnlich, welche für die

1) Vgl. Sachs, Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 646.

Kohlensäurezersetzung in Pflanzen erhalten wurde (I, § 43). Hinsichtlich der Wachsthums- und Bewegungsvorgänge bietet die über dem Spectrum construirte Curve Aehnlichkeit mit der Curve für die meisten chemischen Wirkungen der Strahlen. Auch diese ist nach Chastaing[1]) nur in dem gelben Spectralbezirk Null, indess ist der Regel nach die Wirkung der schwächer brechbaren Strahlen, gegenüber den blauen und stärker brechbaren Strahlen, relativ gering oder eventuell verschwindend. Da die Strahlen verschiedener Wellenlänge in den Pflanzen nicht in gleich vollständiger Weise absorbirt und in Wärmebewegung umgesetzt werden, so wird auch hinsichtlich der allein durch Erwärmung erzielten Erfolge immer nur eine subjective Curve gewonnen, die nicht mit der objectiven Wärmecurve übereinstimmen muss.

C. Wirkung mechanischer Eingriffe.

Auslösende Wirkungen.

§ 34. Jede Druck- und Zugkraft muss nach Maassgabe ihres mechanischen Effektes fördernd oder hemmend in die Zuwachsbewegung eingreifen, ausserdem aber kommen an manchen Pflanzenorganen auffallende auslösende Wirkungen durch einen Contact zu Wege, dessen mechanisches Aequivalent offenbar sehr gering gegenüber dem durch Wachsthum erzielten Erfolge ist. Wenn nun nicht bei allen Pflanzen ein merklicher Erfolg solcher Neigung zu bemerken ist, so zeigen doch die bekannten Thatsachen die graduelle Abstufung auch dieser Receptivität an, und jedenfalls muss immer die Möglichkeit ins Auge gefasst werden, dass ein eingreifender Zug oder Druck nicht nur mechanische, sondern auch auslösende Wirkung geltend machen kann.

Durch auslösenden Contactreiz kommen sowohl Hemmungen als Förderungen des Wachsens, also gerade entgegengesetzte Erfolge zu Stande, wie solches auch hinsichtlich anderer auslösenden Wirkungen der Fall ist.

In Folge einer Hemmung des Wachsens an der berührten Stelle umschliessen die Ranken die ihnen gebotene Stütze. Diese und ähnliche Reizbarkeiten an den Wurzeln und Wurzelhaaren werden erst späterhin (§ 51—53) ihre Behandlung finden. Eine auffallende Hemmung des Wachsens durch Contact mit einem festen Körper wird an Hutpilzen erzielt, und vermöge dieser localen Wachsthumshemmungen werden in der Natur nicht selten Grashalme u. s. w. in den sich ausbreitenden Hut eingeschlossen. Trifft dieser auf einen Grashalm u. s. w., so wird dieser eben der Wachsthumshemmung halber nicht bei Seite geschoben, sondern es entsteht zunächst an der Contactstelle des fortwachsenden Hutrandes eine Einbuchtung, weiterhin aber schliesst der Hut wieder hinter dem Grashalm durch entsprechendes tangentiales Wachsthum zusammen. Nunmehr macht es natürlich den Eindruck, als ob der Grashalm den Hutpilz durchwachsen hätte, jedoch wurde die richtige Deutung von Macaire[2]) und J. Schmitz[3]) gegeben.

---

1) Annal. d. Chim. et d. Physique 1877, V sér., Bd. 11, p. 145.

2) Mémoir. d. l. soc. d. Génève II, P. II, p. 124. Citirt nach Treviranus, Physiologie, Bd. 2, p. 194.

3) Linnaea 1843, Bd. 14, p. 448. Natürlich ist ein solches Umwachsen nur bei einem bestimmten, nicht allen Hutpilzen zukommenden Wachsthumsmodus möglich. — Ob die un-

Eine Förderung des Wachsthums durch Contactwirkung bieten die Brutknospen von Marchantia polymorpha, an denen auf der zenithwärts gewandten Fläche Wurzelhaare nur bei Berührung mit einem festen Körper auswachsen[1]. Ferner ist die Produktion oder die Ausbildung der Haftballen an den Ranken von Ampelopsis hederacea von einem Contact abhängig. Es ist dieses seit Mohl[2] bekannt, und von mir[3] wurde noch im Näheren gezeigt, dass Verdunklung oder Feuchtigkeit keine Rolle mitspielen. Auch die Bildung der Haustorien von Cuscuta und Cassyta hängt nach Mohl[4] von einer Contactwirkung ab. Ebenso scheint Berührung mit einem festen Körper eine Produktion von Wurzelhaaren an Luftwurzeln veranlassen zu können[5]. Auch hat an den schon angelegten Haftballen von Ampelopsis Veitchii[6] ein Contact zur Folge, dass an der berührten Partie die Saugscheibe zahlreiche Haare producirt.

Für Ranken, Marchantia, Ampelopsis, Cuscuta ist bekannt, dass wohl Berührung mit einem festen Körper, nicht aber mit Wasser in obigem Sinne auslösend wirkt[7]. Nach den Brutknospen von Marchantia zu urtheilen, vermag ein constanter Druck als Reiz zu wirken, und auch die Erfahrungen an Ranken u. s. w. sprechen nicht dagegen, obgleich hier durch die Bewegung zugleich eine mehr oder weniger grosse Reibung zu Stande kommt, der vielleicht auch noch ein Antheil bei der auslösenden Wirkung zufällt. Jedenfalls pflanzt sich in Brutknospen von Marchantia der Reiz von der Contactstelle aus auf nicht berührte Theile fort, da auf der ganzen zenithwärts gewandten Seite Wurzelhaare erscheinen, wenn auch die gewölbte Brutknospe nur an einer Stelle mit einer ebenen Glasplatte in Berührung steht. Auch in Ranken und in anderen Fällen kommt eine gewisse Fortpflanzung des Reizes zu Stande (vgl. II, § 50).

Es scheint aber auch ein Zug durch auslösende Wirkung eine Verlangsamung des Wachsens erzeugen zu können. Anders wenigstens ist die schon erwähnte (II, p. 62) Erfahrung Baranetzky's kaum zu deuten, dass ein spannendes Gewicht von 2,5 bis 35 g das Längenwachsthum verlangsamt, obgleich der mechanische Zug auf eine Beschleunigung hinwirken müsste. Ueberhaupt wird gewiss ein näheres Studium noch viele auslösende Wirkungen von Druck und Zug (Contact inclusive) aufdecken. Von Erscheinungen, die noch ein näheres Studium bedürfen, nenne ich das Anschmiegen von Pollenschläuchen[8], gewissen Algenfäden u. s. w. an die Unterlage und die besondere Gestaltung von Wurzelhaaren und Rhizoiden beim Contact mit Bodentheilchen (vgl. I, § 14). Bei dem durch Krüm-

---

terbleibende Ausbildung eines Hymeniums an der mit dieser Fläche einem Substrat aufliegenden Thelephora eine Folge des Contactes oder anderer Ursachen ist, bleibt zu untersuchen. Vgl. Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 252.

1) Pfeffer, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1871, Bd. I, p. 92.

2) Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 70.

3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1871, p. 95. Ferner Darwin, Die Bewegungen u. Lebensweise der kletternden Pflanzen 1876, p. 112. Auch die Haftscheiben von Bignonia sind hier geschildert.

4) L. c., p. 129. Vgl. Koch, Die Klee- u. Flachsseide 1880, p. 53. Vgl. § 51.

5) Mohl, l. c., p. 49. Chatin, Bot. Ztg. 1858, p. 133.

6) Vgl. Darwin, l. c., p. 112, Anmerkg. Cohn, Bot. Ztg. 1878, p. 27.

7) Vgl. Pfeffer, l. c., p. 95.

8) Vgl. Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 783; Strasburger, Befruchtung und Zelltheilung 1877, p. 54; Dalmer, Ueber die Leitung der Pollenschläuche, 1880, Separatabz. aus d. Jenaischen Zeitschrift f. Naturw., N. F., Bd. 7.

mungen von Zweigen erzielten Auswachsen von Knospen und Zweigen könnten Druck- und Zugkräfte gleichfalls eine auslösende Rolle spielen [1]).

Mechanische Wirkungen.

§ 35. Die hohe Bedeutung mechanischer Dehnung für das Wachsen ist in den Kap. III u. IV zur Genüge behandelt, und es brauchen hier nur noch einige besondere Fälle hinsichtlich der Wirkung der von Aussen auf die Pflanze ausgeübten Zug- und Druckkräfte behandelt zu werden, die vermöge der mechanischen Dehnung in demselben Sinne wirken, wie die in der Pflanze entwickelten Zug- und Druckkräfte. Demgemäss muss eine verstärkte Dehnung eine Beschleunigung, ein Gegendruck eine Hemmung des Wachsens herbeiführen, sofern nicht aus anderen Ursachen eine entgegengesetzte und überwiegende Beeinflussung entspringt, wie das in der That bei der Wirkung eines schwachen Zuges der Fall zu sein scheint (vgl. p. 152).

Ein äusserer Druck kann natürlich immer genügend gesteigert werden, um ein Wachsthum in der bezüglichen Richtung zu verlangsamen oder zum Stillstand zu bringen, während dasselbe nach anderen Richtungen hin noch fortschreitet. Dieserhalb nehmen in enge Spalten eingeklemmte Wurzeln, Stengel und andere Pflanzentheile eine abgeflachte Gestalt an, wie es in der Natur an Wurzeln nicht selten beobachtet wird und experimentell an den verschiedensten Pflanzentheilen erzielt werden kann [2]). Mit dem Uebergang des noch plastischen und bildungsfähigen Gewebes in Dauergewebe ist dann natürlich die aufgedrängte Gestaltung dauernd fixirt. So wie Aussenkräfte sind auch aus dem Eigengewicht entspringende Zug- und Druckkräfte immer wirksam. Am augenscheinlichsten tritt das in der Richtung von Stengeltheilen hervor, die, durch ihr Eigengewicht gebogen, in einer hiervon abhängigen Lage fixirt werden (II, § 74). Auch ist es offenbar wesentlich Folge eines mechanischen Zuges, dass Ranunculus fluitans, Arten von Potamogeton und anderer Wasserpflanzen in schnell fliessendem Wasser länger werden als in ruhigerem Wasser.

Ein schönes Beispiel für Verlangsamung des Wachsens durch Gegendruck bieten die Staubfäden der Gramineen, welche ein sehr beschleunigtes Wachsen dann beginnen, wenn mit dem Oeffnen der Spelzen die äussere Ursache der Hemmung beseitigt ist (vgl. p. 83). Wie allgemein durch die aus dem gegenseitigen Verband entspringenden Spannungen in Geweben Hemmungen, resp. Förderungen des Wachsens erzeugt werden, ist früher (Kap. III u. IV) schon behandelt, und dort sind auch Beispiele mitgetheilt, in denen normal ausgewachsene Gewebe mit Aufhebung des hemmenden Gegendruckes nochmals zu wachsen beginnen. Das geschieht auch dann, wenn in Folge von Verletzungen die nunmehr durch die umgebenden Gewebe nicht mehr gehemmten Zellen mehr oder weniger ausgedehnt Callus produciren, der sowohl von zuvor in Wachs-

---

1) Vgl. Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 194.

2) In diese Kategorie fallen auch die Erfolge von Druckwirkungen, welche dicht gedrängte jugendliche Organe aufeinander ausüben. Wie sich hieraus die Blattstellungsverhältnisse mechanisch ergeben, muss in den Arbeiten Schwendener's nachgesehen werden: Mechanische Theorie d. Blattstellung, 1878; Ueber Spiralstellung bei Florideen, in Monatsb. d. Berlin. Akad. 1880, p. 327.

thum begriffenen als normalerweise ausgewachsenen Zellen ausgehen kann. Allerdings kommen hierbei in Folge der Verletzungen auch noch andere äussere und innere Factoren in Betracht, die mehr oder weniger mitbestimmend für den Erfolg sein werden. Die diesbezüglichen Fragen sind noch nicht näher aufgehellt, dass aber thatsächlich auch aus der innern Wechselwirkung der Gewebe entspringende Ursachen mitwirksam sein werden, lassen die entfernt von der Schnittfläche, aber in Folge der Verletzung bemerklich werdenden Wachsthumsvorgänge vermuthen, die u. a. durch Austreiben von Wurzeln und Knospen kenntlich werden.

Ferner werden mit Verminderung des Rindendruckes die Jahresringe breiter, und die anatomische Differenz zwischen Herbst- und Frühlingsholz ist eine Folge des durchschnittlich vom Frühjahr nach dem Herbst hin steigenden Rindendruckes. Dieser ist im Frühjahr am geringsten, weil in der winterlichen Ruheperiode aus den p. 45 angeführten Gründen eine partielle Ausgleichung der Querspannung stattfindet, nimmt aber mit dem Dickenwachsthum des Holzes und der Rinde aus naheliegenden, übrigens in Kap. IV erörterten Gründen wieder zu. Diese Zunahme des dem Wachsthum der Cambiumzellen und dem Jungzuwachs des Holzes sich entgegenstemmenden Druckes hat allgemein zur Folge, dass mit steigendem Druck die Zellen in radialer Richtung weniger wachsen und deshalb die Herbstholzzellen den geringsten radialen Durchmesser, dabei aber vielfach, jedoch nicht immer dickere Wandungen besitzen. Sehr deutlich sind diese Verhältnisse bekanntlich im Holze der Coniferen bemerklich, jedoch auch in Laubhölzern, in denen ausserdem noch gewöhnlich Unterschiede in der Vertheilung der constituirenden Elementarorgane auftreten. Die Gefässe pflegen nämlich zumeist im Frühjahrsholz reichlicher als im Herbstholz vorhanden zu sein, ja fehlen diesem letzteren bei manchen Pflanzen [1]).

Dass diese Unterschiede von der Intensität des Rindendruckes abhängen, wurde exakt von de Vries [2]) nachgewiesen. Wurde nämlich im Frühjahr durch festes Umwickeln der Aeste mit Bindfaden der auf dem Cambium lastende Radialdruck gesteigert, so konnte schon jetzt Herbstholz erzeugt werden und umgekehrt entstand später im Jahre Frühlingsholz, wenn durch eine Anzahl bis auf das Cambium geführter Längsschnitte die Continuität des Rindenringes vernichtet und somit der Radialdruck aufgehoben, resp. stark reducirt wurde. War schon herbstlicher Stillstand eingetreten, so begann in Folge solcher Einschnitte nochmals ein Dickenwachsthum. Ferner fiel die Dicke des Zuwachses an demselben Zweige viel geringer in denjenigen Cylinderstücken aus, in welchen der Radialdruck verstärkt war, und mit dem ansehnlicheren Wachsthum in den übrigen Stengelpartien wurde in diesen auch in gleicher Zeit eine grössere Zellenzahl gebildet.

Dass die Breite der Jahreszuwachse mit Verminderung des Rindendruckes zunimmt, ist schon lange bekannt [3]). Sachs [4]) sprach dann die Vermuthung aus, es möchten auch die be-

---

1) Näheres bei de Bary, Anatomie 1877, p. 490 u. 515; de Vries, Flora 1875, p. 101.

2) Flora 1872, p. 241; 1875, p. 97; 1876, p. 2; De l'influence d. l. pression s. l. structure d. couches ligneuses, 1876, Separatabz. aus Archives Néerlandaises, Bd. 11.

3) Knight, Philosoph. Transact. 1803, Thl. II, p. 281; Nördlinger, Der Holzring als Grundlage des Baumkörpers, 1871.

4) Lehrbuch 1868, I. Aufl., p. 409.

kannten anatomischen Differenzen innerhalb eines Jahresringes vom wechselnden Rindendruck abhängig sein. Diese Annahme fand durch die von de Vries angestellten Experimente Bestätigung, welche mit 2- bis 6jährigen Zweigen angestellt wurden und sich auf etwa 40 Arten Laubhölzer erstreckten.

Wie durch künstliche Mittel, kann natürlich auch durch in der Natur sich geltend machende Einflüsse ein doppelter Jahresring in einem Jahre angelegt werden. Es ist dieses wiederholt beobachtet, und da auch durch Entblättern im Sommer und das hierauf folgende Austreiben der Winterknospen ein solcher Effect zu erzielen war, so scheint jeder beliebig erzielte relative Stillstand im Dickenzuwachs zu solchem Resultat führen zu können[1]. Dieserhalb ist auch die Ausbildung von Jahresringen an tropischen Bäumen verständlich[2], in denen vielfach, z. B. durch eine trockene Jahreszeit, eine Ruhezeit herbeigeführt wird. Einseitige Verdickung der Jahreszuwachse hängt gleichfalls theilweise, übrigens nicht immer, von einer entsprechenden ungleichen Vertheilung des Rindendruckes ab. Wie weit dieser und überhaupt ein von Aussen ausgeübter Druck die abnorme Ausbildung der Stämme von Bauhinia begünstigt, ist noch nicht ermittelt[3]. Uebrigens lassen sich öfters in der Gestaltung der Holzkörper schlingender Pflanzen die Folgen des von der umschlungenen Stütze ausgeübten Druckes unschwer erkennen.

Ein verminderter Rindendruck begünstigt also nach Obigem die Ausbildung von Gefässen, doch bedarf es dazu nach der Erfahrung am Callusgewebe einer gewissen Spannung, da zunächst nur parenchymatische Zellen entstehen und das Auftreten von Gefässen, Holzzellen u. s. w. sich nach de Vries[4] erst mit Ausbildung einer ansehnlichen Gewebespannung einstellt. Da weiter bei Wundholzbildung transversale Einschnitte bis auf das Cambium die Entwicklung von Holzzellen weit mehr zurückdrängen, als longitudinale, so schliesst de Vries, dass für Ausbildung dieser Elementarorgane besonders ein in der Richtung der Längsachse wirksamer Druck auf die cambialen Zellen von Bedeutung sei. Immerhin ist es fraglich, ob hier der ganze Erfolg auf den Druck zu schieben ist, da eine Verletzung auch mannigfache andere Wirkungen hat und in dieser Hinsicht ein transversaler Einschnitt nicht den gleichen Erfolg wie ein longitudinaler herbeiführen muss.

Die Fähigkeit normaler Weise ausgewachsener Zellen, nochmals ein Wachsthum aufzunehmen, wenn die hemmenden Gewebe hinweggenommen werden, ist eine weit verbreitete Erscheinung. Allgemein bildet sich hierbei ein Meristemgewebe, das in einigen Pflanzen bald eine schützende Korkschicht oder zunächst einen mehr oder weniger ausgedehnten Callus producirt. Näher auf dieses Thema einzugehen, ist hier nicht geboten[5]. Ebenso braucht hier nicht weiter auf die Bildung der Thyllen eingegangen zu werden[6], bei deren Entstehung wohl der erhebliche negative Luftdruck in den Gefässen etwas begünstigend wirken mag (vgl. I, § 19).

Ausser den bisher betrachteten constanten Zug- und Druckkräften müssen aber auch Erschütterungen ins Auge gefasst werden. Ueber die Wirkung fortgesetzter mechanischer Erschütterungen auf das Wachsthum liegen noch keine entscheidenden Erfahrungen vor. Allerdings lehren die unter Wasserfällen noch fortkommenden kleinen Algen, dass eine sehr lebhafte Erschütterung das Gedeihen dieser Organismen nicht aufhält. Fehlen bei zu intensiver Bewegung des Wassers grössere Pflanzen, so mag der Grund hierfür wohl nur in der mechanischen Unmöglichkeit, sich unter diesen Bedingungen am Substrate festzuhalten, zu suchen sein. Uebrigens werden an Klippen wachsende grössere

1) Kny, Ueber die Verdopplung des Jahresringes, 1879, Separatabz. a. d. Verhandl. d. Brandenburg. Botan. Vereins. Anderweitige Literatur ist hier citirt.

2) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 518.

3) Vgl. de Bary, l. c., p. 621.

4) Flora 1876, p. 1.

5) Lit. bei Frank, Die Pflanzenkrankheiten, Encyclopädie d. Naturw. 1880, I. Abth., p. 380. Vgl. ferner de Vries, Flora 1876, p. 1; Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 87; Brefeld, Jahrb. f. wiss. Bot. 1880, Bd. 12, p. 138; Hansen, Vergl. Unters. über Adventivbildung 1881, p. 34.

6) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 177.

Meeresalgen durch die Brandung mächtig hin- und hergezerrt, und auch die durch Windstösse erzielten, in manchen Gegenden ja sehr anhaltend wirksamen Erschütterungen müssen von den lebhaft bewegten Blättern und Zweigen höherer Pflanzen ertragen werden.

Schon der mechanischen Zerrungen halber müssen solche Bewegungen einen Einfluss auf die Zuwachsbewegung haben. Diesen können wir aber nicht nach der durch Erschütterung erzielten Erschlaffung abschätzen (vgl. II, p. 23), da einmal der Erfolg fortgesetzter Erschütterungen nicht bekannt ist und zudem vielleicht gleichzeitig verschiedene für das Wachsthum bedeutungsvolle Factoren beeinflusst werden. Die Existenz durch Stoss reizbarer Pflanzen und die Erfahrungen an diesen erlauben gleichfalls nicht, einen Schluss auf die wahrscheinliche Wirkung fortgesetzter Erschütterungen auf andere Pflanzentheile zu ziehen. Ein Erfolg der durch Zerrungen erzielten Verminderung des Rindendrucks ist die mächtigere Ausbildung eines Jahresringes an den vom Winde genügend bewegten Baumstämmen. Knight[1]), welcher diese Thatsache feststellte, zeigte auch, dass an einem Baume, der gezwungen war, nur in einer bestimmten Ebene sich hin- und herzubewegen, der Jahreszuwachs in der mit dieser Schwingungsebene zusammenfallenden Richtung am ansehnlichsten war.

Zu unterscheiden von solchen Massenbewegungen sind natürlich die Molecularbewegungen der constituirenden Micellen des Organismus. Eine Beschleunigung oder Verlangsamung der Molecularbewegung wird im Allgemeinen nicht spurlos an der Thätigkeit der Pflanze vorübergehen, und wir brauchen hier hinsichtlich äusserer Einflüsse nur an Temperaturänderungen zu erinnern, deren Erfolg im Wachsen u. s. w. wohl zum guten Theil durch Steigerung oder Herabdrücken des molecularen Bewegungszustandes erzielt wird. Durch dieses Mittel werden wohl überhaupt viele äussere Agentien direct oder indirect wirksam sein.

So werden denn auch moleculare Schwingungen in dem umgebenden Medium, sofern sie den Bewegungszustand der Micellen modificiren, das Wachsthum beeinflussen. Schon bei anderer Gelegenheit haben wir mitgetheilt, dass Nägeli, im Anschluss an seine Gährtheorie, das Nichtwachsen und endliche Zugrundegehen von Spaltpilzen, die sich in geringer Zahl neben vielen Sprosspilzen in einer Zuckerlösung befinden, aus dem durch Vermittlung dieser in die Spaltpilze übertragenen molecularen Bewegungszustand erklärt (I, p. 367). Nach Reinke[2]) wurde ferner die Entwicklung von Spaltpilzen stark gehemmt durch Schallwellen, als durch diese die Culturflüssigkeit in Schwingungen versetzt wurde. Er tauchte zu dem Ende in die Nährlösung ein vergoldetes Messingrohr, das durch Reibung dauernd in tönender Longitudinalschwingung gehalten wurde. In dieser Culturflüssigkeit entwickelten sich dann innerhalb 24 Stunden nur wenig Bacterien, welche in der gleichen, aber in Ruhe gelassenen Flüssigkeit während dessen sich massenhaft gebildet hatten.

Nach Angaben Horvath's[3]) wurden auch Spaltpilze in ihrer Entwicklung gehemmt und endlich sogar getödtet, als die Culturflüssigkeit durch schnell aufeinander folgende Stösse in

---

1) Philosoph. Transact. 1803, II, p. 280. Vgl. auch dessen Beobachtungen an Wurzeln, ebenda 1811, p. 217.

2) Pflüger's Archiv f. Physiologie 1880, Bd. 23, p. 434.

3) Pflüger's Archiv 1878, Bd. 17, p. 125.

Erschütterung gesetzt wurde. Da aber diese Erschütterungen offenbar geringer, als die unter mässig hohen Wasserfällen war, in denen Algen noch recht wohl gedeihen, muss in der That, wie Nägeli's[1]) Kritik zeigt, es fraglich erscheinen, ob der von Horvath beobachtete Erfolg nicht auf andere Ursachen zu schieben ist. Auch hat E. C. Hansen[2]) keine Hemmung im Wachsen von Sprosspilzen gefunden, als er diese in derselben Weise wie Horvath in Erschütterung versetzte.

D. Wirkungen von Turgescenzschwankungen.

§ 36. Durch eine Verminderung des Wassergehaltes in der Pflanze, sowie durch alle den Turgor herabdrückenden Umstände wird im Allgemeinen eine Verlangsamung des Wachsens herbeigeführt. Dem entsprechen auch die in wasserarmem Boden, bei lebhafter Transpiration und in Salzlösungen gemachten Erfahrungen. Als endliches Resultat kommen freilich auch hier Gestaltungen heraus, die nicht ohne weiteres nur Erfolg des verzögerten Wachsthums sind, doch kann dieses nicht Wunder nehmen, da einmal besondere Vorgänge aus der Wechselwirkung der Organe entspringen und öfters mit den veränderten äusseren Bedingungen anderweitige, auf das Wachsthum influirende Factoren hergestellt werden. So fällt z. B. bei Uebersättigung eines Bodens mit Wasser die beschränkte Luftcirculation ins Gewicht, und in Nährlösungen hat die mit der Zeit zudem veränderliche Zusammensetzung, auch wenn alle nothwendigen Nährstoffe geboten sind, Bedeutung für die Entwicklung der Pflanze. Von der Hemmung des Fortkommens von Spaltpilzen mit Anhäufung von Säure und der Schädigung der Wurzeln durch alkalische Reaction der Nährlösung ist schon bei anderer Gelegenheit die Rede gewesen. Ferner dürften wohl, nach den Erfahrungen an reizbaren Pflanzen, gewisse Salze auslösende Wirkungen geltend machen (II, § 54), die einseitig überwiegende Luftfeuchtigkeit an den hierdurch abgelenkt werdenden Wurzeln erzielt (II, § 72), auf die ferner der Contact mit den Bodentheilchen einen gewissen Einfluss ausübt (II, § 53).

Da eine genügende Dehnung der Wandungen Bedingung für deren Flächenwachsthum ist, so muss nothwendig mit sinkendem Turgor das Wachsthum verlangsamt und endlich zum Stillstand gebracht werden. Eine bis zu einem gewissen Grade gewelkte Pflanze wächst in der That nicht mehr, und insofern der Turgor herabgedrückt wird, verlangsamt lebhafte Transpiration das Wachsen[3]). Ebenso steht erfahrungsgemäss mit Contraction des Protoplasmakörpers, ohne dass zunächst die Pflanze getödtet wird, das Wachsthum stille und wird, ohne dass Contraction erfolgt, verlangsamt mit der Concentration der umgebenden Lösung. So fand de Vries[4]) innerhalb 24 Stunden folgende (aus den Messungen an je 3 Wurzeln abgeleitete) mittlere Zuwachse für die Hauptwurzel des Hühnermais, als diese in Salpeterlösung gestellt wurde von 0,5 Proc. = 22 mm; 1,0 Proc. = 16,5 mm; 1,5 Proc. = 11,5 mm; 2,0 Proc. = 7,0 mm. Zu ähnlichem Resultate führen auch die Erfahrungen an oberirdischen Stengeltheilen, die übrigens zu solchen Versuchen weniger geeignet sind (l. c., p. 54 u. 58).

---

1) Theorie d. Gährung 1879, p. 88. 2) Botan. Centralblatt 1880, p. 419.
3) Vgl. u. a. Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. 1, p. 104.
4) Mechan. Ursachen d. Zellstreckung 1877, p. 57.

Natürlich hört bei spezifisch verschiedener Senkung des Turgors das Wachsen auf, wie dieses auch einige in Salpeterlösung von de Vries (l. c., p. 54) angestellte Versuche zeigen, in denen schon bei 2,5 oder erst bei 5,0 Procent Salzgehalt ein Stillstand des Wachsens erreicht war. Raulin[1]) sah Aspergillus noch merklich in einer Lösung wachsen, die 37,2 Proc. Zucker und 0,3 Proc. eines Salzgemisches enthielt, und Elfving[2]) beobachtete noch Production von Pollenschläuchen in 40procentiger Zuckerlösung. Ermöglicht ist ein solches Verhalten durch die hohe osmotische Leistung der bezüglichen Zellen, denn trotz der geringeren osmotischen Wirkung des Zuckers wird doch in vielen Pflanzentheilen durch diese Lösungen vollständige Plasmolyse herbeigeführt. Hat die Lösung der Pflanze zugleich Nährstoffe zu liefern, so wird durchgehends in länger fortgesetzten Versuchen bei einer gewissen Concentration die ansehnlichste Production von Pflanzensubstanz zu Tage gefördert werden. Dieses geht auch aus den Versuchen Raulin's und den über Wurzelbildung in wässeriger Nährlösung vorliegenden Erfahrungen hervor (I, p. 83).

Wenn Wurzeln in feuchter Luft langsamer wachsen, als in Wasser, so stimmt das mit dem auf Grund der Turgescenzwirkung zu erwartenden Erfolge überein; dagegen müssen im feuchten Boden begünstigende Factoren gegeben sein, da in diesem die Wurzeln schneller als in Wasser wachsen[3]). Ebenso bringt ein Eintauchen in Wasser an Landpflanzen vielfach eine Hemmung des Wachsens hervor, die wohl wesentlich durch beschränkten Sauerstoffzutritt herbeigeführt wird[4]). Indess bewirkt an Wasserpflanzen ein Aufenthalt an Luft, so weit sich nach den Erfahrungen in der Natur beurtheilen lässt, eine Verlangsamung des Wachsens, und auch an den amphibischen Pflanzen fallen bei den auf dem Land wachsenden Individuen die Internodien durchgehends wesentlich kürzer aus. Eine Förderung des Wachsens durch Wasser kommt dagegen in der Bildung von Schwammgewebe an Stengeln und Wurzeln einiger Pflanzen zum Ausdruck[5]).

Der Hemmung des Wachsens durch Wasserarmuth entspricht es auch, dass bei Cultur in wasserarmem Boden die ganze Pflanze, sowie deren Internodien und Blätter kleiner ausfallen, als bei Pflanzen, die aus dem Boden reichlicher Wasser beziehen können[6]). Ein solcher Unterschied wurde auch von Sorauer[7]) u. A. beobachtet, als Pflanzen miteinander verglichen wurden, die in trockener,

1) Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 11, p. 277. — Um Contraction in den Hyphen von Penicillium glaucum zu erzielen, bedarf es hoch concentrirter Kochsalzlösung.

2) Studien über d. Pollenkörner d. Angiospermen, Separatabz. aus d. Jenaischen Zeitschrift f. Naturwiss., N. F., Bd. 6, p. 11 u. 22.

3) Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1874, Bd. 1, p. 409 u. 589.

4) Frank, Beiträge zur Biologie v. Cohn 1872, Bd. I, Heft 2, p. 76; Vöchting, Organbildung 1878, p. 131.

5) Rosanoff, Bot. Ztg. 1871, p. 834, für Desmanthus u. Jussieua (citirt). Beobachtungen über Aeschioneme Ernst, ebenda 1872, p. 586; über Epilobium, Lycopus, Lythrum Levakoffski, Botan. Jahresb. 1873, p. 594. Dahin gehört auch die Beobachtung Stahl's (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Flechten 1877, Heft 2, p. 19) an dem in feuchter Luft gehaltenen Endocarpon pusillum.

6) Lit.: Jlienkoff, Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1865, Bd. 136, p. 120; Risler, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1868—69, p. 268; Fittbogen, Landwirthschaftl. Jahrb. 1873, Bd. 2, p. 353; Sorauer, Bot. Ztg. 1873, p. 145; de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 896.

7) Bot. Ztg. 1878, p. 1. Ferner Stapf, Verhandl. d. zool.-bot. Ges. in Wien 1878, p. 243.

resp. in feuchter Luft gehalten worden waren. Indess bringt eine Wasserarmuth auch anderweitige Gestaltungen zu Wege, die nicht allein einer Hemmung des Wachsens entsprechen und wohl meist in verwickelter Beziehung zu jenen äusseren Veranlassungen stehen. Dahin gehört die durch Wasserarmuth zuweilen beschleunigte Blüthen- und Fruchtbildung von Phanerogamen und Sporenbildung niederer Pilze [1]. Auch zählen hierher die bei Wasserarmuth öfters besonderen Gestaltungen niederer und höherer Pflanzen, die sowohl in äusserer Form, als auch im anatomischen Bau sich zu erkennen geben. Wie übrigens bei relativer Wasserarmuth eine gegenseitige Beeinflussung der wachsenden Organe eine Rolle spielt, lehrt in einfacher Weise die Beobachtung, dass energisch wachsende Theile anderen Theilen Wasser entreissen und auf diese Weise sogar das Absterben der letzteren herbeiführen können (II, § 7). Eine Differenz hinsichtlich der Beeinflussung bietet sich nach Vöchting [2] auch darin, dass das Auswachsen von Wurzeln durch mangelnde Wasserzufuhr in höherem Grade gehemmt wird, als die Bildung von Wurzelanlagen.

Der thatsächliche Erfolg der Gestaltung steht, wie aus obigen Andeutungen sich ergibt, zu dem Wassergehalt öfters in einem verwickelten Verhältniss, und zudem kommt schon im Experiment, noch mehr in der Natur, sehr gewöhnlich der Erfolg verschiedener äusserer Factoren zum Ausdruck. Da deren Bedeutung für concrete Fälle bis dahin keineswegs tiefer zergliedert wurde, so ist es auch hier nicht geboten, einfach aufzuzählen, wie besondere Gestaltungen von Pflanzen unter dem Einfluss äusserer Verhältnisse entstehen. Hinsichtlich der Wurzeln wurden schon auf p. 83 (Bd. I) einige Mittheilungen gemacht. Eine kurze Erwähnung verdienen ferner Wasserpflanzen, an denen, wie an Nymphaea, Sagittaria, Alisma plantago, im Freien leicht zu beobachten ist, dass in tieferem Wasser die Blattstiele eine ansehnlichere Länge erreichen, eine vortheilhafte Einrichtung, um die Lamina auf oder über den Spiegel des Wassers zu heben. Frank [3] hat auch durch Experimente gezeigt, dass die Blattstiele von Hydrocharis morsus ranae und Trapa natans länger ausfallen, wenn die jugendlichen Pflanzen tiefer unter Wasser gebracht werden, und dass auf diese Weise bei der letztgenannten Pflanze eine gewisse Streckung der Stengelinternodien erzielt werden kann.

Zur Aufhellung der entscheidenden Ursachen sind Frank's Experimente nicht geeignet, immerhin scheint aus denselben und aus den directen Beobachtungen in der Natur soviel hervorzugehen, dass wesentlich durch Contact der Lamina mit der Luft die Wachsthumshemmung gewonnen wird, welche vermöge Wechselwirkung sich auch auf unterhalb des Wassers bleibende Theile erstreckt. Ob hierbei Transpiration, Sauerstoffzutritt oder eine andere Ursache der entscheidende äussere Factor ist, muss noch dahin gestellt bleiben. Da Frank nach Bedecken der über Wasser getretenen Blattlamina von Hydrocharis ein erneutes Wachsthum des Blattstiels beginnen sah, so dürfte wenigstens nicht die wesentliche Ursache in dem Zuge liegen, den vermöge des Auftriebes die noch submerse Lamina auf den Blattstiel ausübt. Auch hier handelt es sich hinsichtlich der Reactionsfähigkeit um eine spezifische Anpassung, da, wie vorhin mitgetheilt, das Wachsthum der Stengel von Landpflanzen mit dem Eintauchen in Wasser sogar gehemmt werden kann. Der Wasserdruck als solcher dürfte wohl höheren Einfluss nur auf die luftführende Räume enthaltende Pflanze ausüben, da ja in turgescenten Zellen sich immer der übliche osmotische Ueberdruck herstellt. In der That kommen niedere Organismen noch sehr tief unter dem Meeresspiegel vor, und nach Melsens [4] hielten Hefezellen einen Wasserdruck von 8000 Atmosphären aus.

Angaben über verschiedene Gestaltungen in oder ausserhalb des Wassers gewachsener

---

1) Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 28.
2) Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 125 u. 142.
3) Cohn's Beiträge zur Biologie 1872, I, 2, p. 31.
4) Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 831.

Pflanzen finden sich u. a. bei Hofmeister, Allgemeine Morphologie 1868, p. 639; Hildebrand, Bot. Ztg. 1870, p. 1; Askenasy, ebend. 1870, p. 193; H. Hoffmann, ebend. 1877, p. 299. Anatomische Bemerkungen sind ausserdem bei de Bary, Anatomie 1877, p. 639, und bei Schmidt, Beiträge zur Anatomie von Polygonum und Fagopyrum, 1879, gegeben. Ueber die besondere Gestaltung kryptogamischer Gewächse mit Abnahme des Wassergehaltes haben u. a. Cienkowski (Mélanges biologiques t. d. Bullet. d. l'Acad. de St. Pétersbourg 1876, Bd. 9, p. 537), Rostafinski und Woronin (Bot. Ztg. 1877, p. 660) für Algen Mittheilung gemacht; das über das Verhalten der Myxomyceten Bekannte ist bei de Bary (Morphologie u. Physiologie d. Flechten u. s. w. 1866, p. 311) nachzusehen. Den Einfluss von Nährlösungen auf die Gestaltung einiger Algen verfolgte Famintzin (Mélang. biolog. Pétersbourg 1871, Bd. 8, p. 226). Weiter sind für Pilze Formänderungen in gährenden Flüssigkeiten bekannt, in denen aber nicht das Wasser allein, sondern die Gährthätigkeit, Säuren, Sauerstoffarmuth u. s. w. verursachende Factoren vorstellen. Diese Umstände wirken auch auf das Protoplasma der Hefezellen, die an der Luft zur Sporenbildung gebracht werden können[1].

Von der Bedeutung des Sauerstoffs für Wachsthum ist Bd. I, § 73 die Rede gewesen.

E. Elektrizität.

§ 37. Trotz zahlreicher, schon in älterer Zeit begonnener Versuche ist über den Einfluss der Elektrizität auf Wachsthum nichts Brauchbares bekannt. Ansehnliche Wirkungen dürften (wenn überhaupt) constante Ströme nicht hervorbringen und stärkere Entladungen scheinen wie mechanische Erschütterungen zu influiren[2]. Durch elektrolytische Zerlegung der Salze einer Nährlösung können allerdings genügend starke constante Ströme, eben durch Herstellung eines ungeeigneten Mediums, die Entwicklung von Spaltpilzen hemmen und selbst deren Tod herbeiführen. Dem entsprechend lassen die chemisch nur wenig wirksameren Inductionsströme keine merkliche Einwirkung auf die Entwicklung der in Nährlösung gehaltenen Spaltpilze erkennen[3].

Die kritiklosen Versuche Grandeau's[4], die einen Einfluss atmosphärischer Elektrizität auf das Wachsen darthun sollen, verdienen keine Beachtung, und fanden in von Naudin angestellten Experimenten keine Bestätigung.

Experimente, aus denen hinsichtlich der Wirkung des Magnetismus auf die Pflanzen etwas gefolgert werden könnte, gibt es nicht, denn die beiläufig von Cisielski[5] und von Reinke[6] angestellten Versuche sind ohne Bedeutung.

Abschnitt IV. **Wachsthumserfolge durch Correlation und Induction.**

§ 38. Die Wechselwirkung der einzelnen Glieder und Bausteine des Organismus spielt in der Gesammtthätigkeit, somit auch in Wachsthum und Gestal-

---

1) Vgl. Brefeld, Flora 1873, p. 391, u. Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 293; Rees, Unters. über d. Alkoholgährungspilze 1870, p. 44; Müntz, Annal. d. chim. et d. physique 1876, V sér., Bd. 8, p. 91.

2) Humboldt in Ingenhousz, Ernährung d. Pflanzen 1798, p. 42. — Aeltere Lit. findet sich bei Treviranus, Physiologie, Bd. 2, p. 709; de Candolle, Physiolog. végétale, Bd. 3, p. 1088; Nobbe, Samenkunde 1876, p. 252; Celi, Annal. d. chim. et d. physique 1878, V sér., Bd. 15, p. 280.

3) Cohn u. Mendelssohn, in Cohn's Beiträgen zur Biologie 1879, III, 1, p. 141.

4) Annal. d. chim. et d. physique 1879, V sér., Bd. 16, p. 145.

5) Cohn's Beiträge zur Biologie 1872, Bd. I, 2, p. 6.

6) Bot. Ztg. 1876, p. 133.

tung der Pflanze und ihrer Theile eine bedeutungsvolle Rolle. Die Architektonik der Pflanze zeigt ohne weiteres Relationen zwischen den Theilen des Ganzen an. So sind u. a. Ursprungsort und Qualität der Neubildungen vom mütterlichen Organismus abhängig, und mit Bezug auf diesen sind Spitze und Basis der Aeste, sowie Ober- und Unterseite dorsiventraler Blätter orientirt. Ebenso bildet sich an fortwachsenden Pflanzengliedern die Gestaltung in Abhängigkeit von dem Bestehenden aus, und gleichsinnig wie an diesem wird beispielsweise an den Neuzuwachsen von Selaginella, Marchantia u. a. Ober- und Unterseite aus dem Urmeristem differenzirt. Für solche Differenzirung sind freilich innere Wechselwirkungen nicht immer entscheidend, vielmehr gibt es auch Beispiele, in denen für dorsiventrale Ausbildung äussere Eingriffe maassgebend werden, die also hier mit Bezug auf die räumliche Orientirung von Ober- und Unterseite Erfolge erzielen, welche in anderen Fällen von der Correlation der Glieder des Ganzen abhängen. Solche Erfolge äusserer Einwirkungen, die im folgenden Paragraphen näher besprochen werden, nehmen ein besonderes Interesse deshalb in Anspruch, weil bei denselben in einem bestimmbaren äusseren Agens die veranlassende Ursache gegeben ist, welche da nicht näher zu präcisiren ist, wo sie unbekannten Wechselwirkungen im lebendigen Organismus entspringt.

Aufgabe der Forschung wird es freilich immer bleiben, die inneren, somit auch die aus der Wechselwirkung entspringenden Ursachen auf die maassgebenden Faktoren zurückzuführen, und bei der Wechselwirkung von Theilen des Ganzen kommen die veranlassenden Ursachen, wie schon p. 4 in Bd. I hervorgehoben, von Aussen, wenn auch von lebendigen Organen. In manchen Fällen ist auch die Art der gegenseitigen Beeinflussung näher zu präcisiren und auf die bestimmenden Ursachen zurückzuführen, während eine causale Erklärung in sehr vielen Fällen nicht vorliegt, in denen eine Correlation sich als Thatsache im Erfolg ausspricht. In letzterem Falle kann auf die nackte Schilderung der Thatsachen nicht weiter eingegangen werden, Beispiele aber, in denen ein causales Verständniss bis zu einem gewissen Grade angebahnt ist, sind zumeist in anderen Kapiteln dieses Buches berührt oder näher besprochen worden (vgl. I, § 62). Die Wachsthumsmechanik basirt im Grunde genommen auf den Wechselwirkungen der Theile einer Zelle, resp. des Organismus, und mit dem Verband der Gewebe sind u. a. vermöge der Gewebespannung für den Wachsthumsverlauf bedeutungsvolle Faktoren gegeben.

Mit der Lockerung des Gewebeverbandes, also auch bei Verletzungen, treten demgemäss auch Wachsthumsvorgänge zu Tage, die indess nur theilweise als durch die Aufhebung der bisherigen mechanischen Hemmung verursachte Erfolge angesprochen werden können. Denn wenn z. B. durch eine Verletzung von der Wundstelle entfernte Knospen oder Wurzelanlagen zum Austreiben gebracht werden, und wenn ein junger Seitenast nunmehr durch Aufwärtswendung den decapitirten Hauptstamm ersetzt, so sind das Rückwirkungen besonderer Art, zu denen allerdings die Verwundung die Veranlassung wurde. Uebrigens ist schon in der Einleitung (p. 8, Bd. I) allgemein hervorgehoben worden, wie und warum eine Verletzung und Isolirung der Glieder einer Pflanze die Thätigkeit der nun der bisherigen Wechselwirkung entzogenen Theile in neue Bahnen lenken kann.

Mit dem Entwicklungsgang ist die Thätigkeit der einzelnen Theile des Ganzen und damit auch die zwischen diesen bestehende Correlation variabel, und ebenso ist diese auch dann veränderlich, wenn durch einen äusseren Eingriff die Thätigkeit eines Organes in andere Bahnen gelenkt wird. Damit erklärt sich auch im Allgemeinen, warum äussere Agentien öfters nicht allein in den unmittelbar betroffenen Organen, sondern auch in mehr oder weniger entfernt liegenden Gliedern einen bemerklichen Erfolg erzielen. Die Verkettung kann natürlich im Näheren eine sehr verschiedene sein, und in jedem einzelnen Falle wird die besondere Art des Zusammenhanges zu ermitteln sein, der sowohl durch mechanische als auch durch auslösende Ursachen oder durch Combinationen beider hergestellt sein kann. Es ist eben auch nur ein besonderer Fall dieser ausgedehnten Wechselwirkungen, dass die Reactionsfähigkeit eines Organes modificirt wird, wie das u. a. bei Ersatz des Hauptstammes der Fall ist, indem hier durch verstärkten Geotropismus der jugendliche Seitenast sich vertikal aufwärts wendet.

Im Obigen sollte nur das Wesen und die Bedeutung der Correlationen im Allgemeinen angedeutet werden, ohne dass eine Darstellung aller in Betracht zu ziehenden Eventualitäten beabsichtigt war. Ueberhaupt kann bei der derzeitigen Sachlage eine auf causales Verständniss hinzielende physiologische Behandlung der Wechselwirkungen nur Fragmente liefern. Ausser den in anderen Paragraphen behandelten Thatsachen sei hier nur beiläufig auf einige Beispiele von correlativem Wachsthum hingewiesen, für welches die innere Verkettung von Ursache und Wirkung nicht näher bekannt ist. Dahin gehört unter anderem die von der Entwicklung des Embryos bei vielen Pflanzen abhängige Fortbildung der Fruchttheile[1]). Das Austreiben von Knospen in Folge von Decapitiren ist schon Bd. II, p. 109 besprochen (vgl. auch II, § 69). Aus den mitgetheilten Thatsachen und aus den Beobachtungen Göbel's[2]) geht hervor, dass auch durch Entfernung nicht mehr wachsender Triebe derartige Wachsthumsvorgänge erzielt werden. Auch ist Bd. II, p. 109, schon mitgetheilt, dass durch Decapitiren die Bildung der Knospenschuppen verhindert werden kann. Ferner ist bekannt, dass statt der Niederblätter Laubblätter entstehen, wenn bei gewissen Pflanzen die im Boden befindlichen Rhizome veranlasst werden, als Laubsprosse über den Boden zu treten. Auch solches kann öfters durch ein Wegschneiden oberirdischer Theile veranlasst werden (vgl. II, § 69). Die mit Entfernung des Hauptblattes ansehnlichere Entwicklung der Stipulae gehört gleichfalls hierher[3]), und Bd. II, p. 142 ist mitgetheilt, wie lebhaftes Wachsthum des hypocotylen Gliedes das Wachsthum der Samenlappen beeinflussen kann. Dass eine sonst nicht blühende Kartoffelart durch Verhinderung der Knollenbildung zum Blühen gebracht wurde[4]), mag endlich noch als eines der vielen Beispiele genannt sein, in welchem die üppige Entwicklung eines Organes die Ausbildung eines anderen Organes benachtheiligt.

Zur Beleuchtung der Wechselwirkungen sind ferner die Fälle beachtenswerth, in welchen Vereinigung fremdartiger Organismen einen Einfluss auf Wachsthum und Gestaltung hat. Beispiele dieser Art sind mehrfach für von parasitischen Pilzen befallene Pflanzen und für symbiotisches Zusammenwirken von Algen und Pilzen oder für andere Vereinigungen bekannt[5]), und auch die durch thierische Organismen veranlassten Gallenbildungen können wir hier anführen[6]). Die Bildung der letzteren ist jedenfalls nicht schlechthin von der Ver-

---

1) Vgl. dazu Hofmeister, Allgem. Morphologie 1868, p. 634; Reinke, Nachrichten d. Ges. d. Wissenschaft. zu Göttingen 1878, p. 473. Es gilt dieses auch für die Fälle, in denen, wie bei Caelebogyne u. s. w., ohne Befruchtung Adventivkeime entstehen.

2) Bot. Ztg. 1880, p. 810. 3) Göbel, l. c., p. 838.

4) Knight, in Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1811, p. 213.

5) Vgl. de Bary, Die Erscheinung d. Symbiose 1879, p. 27 u. s. w. Auch Hofmeister, Allgem. Morpholog. 1868, p. 638.

6) Vgl. Hofmeister, l c., p. 634. Auch de Candolle, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 166; Kny, Bot. Ztg. 1877, p. 519.

letzung abhängig, da eine solche keine Gallen bildet, und die spezifische Gestaltung dieser auf bestimmten Pflanzen zeigt jedenfalls eine Wechselwirkung der beiden betheiligten Organismen an. Ueber die spezifische Art dieser Wachsthumsreize und noch weniger über die Ursachen, die zu bestimmter Gestaltung führen, ist nichts Näheres bekannt. Es gilt dieses ebenso hinsichtlich der besonderen Erfolge in der Gestaltung, die bei Vereinigung zweier vegetabilischen Organismen erreicht wird. Für die Pfropfhybriden ist ja eben auch nur ihre Existenz als Thatsache ermittelt (I, § 62), und die Gründe lassen sich nicht näher bezeichnen, warum nicht alle wachsthumsfähigen Gewebe miteinander verwachsen und welcher besonderer Wechselbeziehungen es bedarf, um einen angewachsenen Impfling zu erhalten.

Die Induction spezifischer Gestaltung.

§ 39. In verschiedenen Paragraphen sind Beispiele mitgetheilt, dass die Gestaltung der Pflanze nach Ausmaass äusserer Verhältnisse mehr oder weniger weitgehende Abweichungen bietet, und ganz spurlos geht in dieser Hinsicht wohl keine das Wachsthum beeinflussende Constellation äusserer Verhältnisse an der Pflanze vorüber. Es liegt indess nicht in der Absicht, eine ausgedehnte und zusammenhängende Schilderung thatsächlich erzielbarer formeller Differenzen zu geben, und an dieser Stelle soll nur gezeigt werden, dass auch für dorsiventrale und verticibasale Ausbildung äussere Eingriffe entscheidend werden können.

Die bis dahin bekannten, keineswegs zahlreichen Beispiele lassen wesentliche und im Allgemeinen doch nur graduelle Unterschiede erkennen. Während nämlich in einigen Fällen die in einem gewissen Entwicklungszustand inducirte Bilateralität fortwirkend wie eine inhärente Ursache ist, und Neuzuwachse in Abhängigkeit von den einst inducirten Symmetrieverhältnissen sich gestalten (stabile Induction) erstreckt sich in andern Fällen die Induction nur auf die unmittelbar beeinflussten Theile (locale Induction), so dass z. B. die Dorsiventralität in den Neuzuwachsen gerade umgekehrt werden kann, wenn die veranlassenden äusseren Ursachen in entsprechender Weise auf die zuwachsenden Stücke während ihrer Ausbildung influiren. Zwischen beiden Extremen bestehen aber Zwischenstufen, indem die inducirte Dorsiventralität eine gewisse richtende Einwirkung auf die Neuzuwachse geltend macht, ohne indess verhindern zu können, dass mit verändertem Angriff der äussern Agentien allmählich die Dorsiventralität umgewendet wird. Demgemäss kann bei localer Induction, wenn eine solche Umwendung herbeigeführt wird, in der Fortsetzung eines Organes die Oberseite die Beschaffenheit der bisherigen Unterseite annehmen und umgekehrt, und um ein Beispiel zu nennen, kann an den Neuzuwachsen eines Farnprothalliums diejenige Seite Rhizoiden und Geschlechtsorgane tragen, welche als Oberseite in den älteren Partien frei von diesen Producten blieb und bleibt.

In den genannten und in anderen Fällen localer Induction wird aber den beeinflussten Theilen in einem zuweilen schon sehr frühen Entwicklungsstadium eine innere Disposition aufgedrängt, vermöge deren sie sich nun, dem früheren Eingriff entsprechend, dorsiventral ausbilden, auch wenn die Einwirkung der äusseren Agentien aufhört oder die neue Constellation dieser einen gerade entgegengesetzten Erfolg anstrebt. Darin unterscheiden sich also diese Inductionen

von den localen Wirkungen, die nur so lange fortdauern, als der bestimmende Einfluss äusserer Factoren gegeben ist. Indess ist dieser Unterschied doch nur ein gradueller, denn schliesslich wird jeder Wachsthumserfolg fixirt, wenn erst in einem weiter vorgeschrittenen Entwicklungszustand die veranlassenden Ursachen sistirt werden, und Nachwirkungen von gewisser Dauer machen sich nach den verschiedensten äusseren Einwirkungen bemerklich. Das Maass der bilateralen Ausbildung (sowohl der morphologischen als physiologischen) bietet aber gleichfalls graduelle Abstufungen, wie aus den noch anzuführenden Beispielen zu ersehen ist.

So weit bekannt, findet in den Objekten, für welche dorsiventrale Ausbildung keine innere Nothwendigkeit ist, nur locale Induction statt, während bei inhärenter Induction Dorsiventralität resp. Verticibasalität aus inneren Ursachen entstehen und den äusseren Agentien nur eine räumlich orientirende Wirkung zufällt. Wohl möglich übrigens, dass diese Sätze, deren nähere Begründung aus dem vorliegenden Materiale ich unterlasse, mit Erweiterung unserer Kenntnisse als nicht allgemein gültig erkannt werden.

Ein schönes Beispiel für inhärente Induction liefert Marchantia polymorpha [1]. Die sehr ausgebildete Dorsiventralität lässt sich an dem Thallus dieser Pflanze nicht umwenden, ebenso nicht an den Seitensprossen, deren morphologische Orientirung durchaus von dem Muttersspross bestimmt wird. Dagegen sind die Brutknospen dieser Pflanze nicht dorsiventral, ebenso nicht die in den opponirten Buchten befindlichen Sprossanlagen [2]. Letztere werden aber, wie ich zeigte, mit der Entwicklung dorsiventral, und zwar entwickelt sich die stärker beleuchtete Seite zur morphologischen Oberseite. Diese orientirende Wirkung des Lichtes hat schon 2 bis 3 Tage nach der Aussaat, und noch ehe anatomische Differenzen in dem Gewebe des noch sehr kleinen Sprosses bemerklich sind, unverrückbar die Dorsiventralität bestimmt.

In analoger Weise inducirt nach Leitgeb [3] Beleuchtung die Bilateralität in die aus Sporen entstehenden Sprosse von Marchantia und ebenso in die von Duvallia, Grimaldia und anderen Marchantiaceen. Da nun auch die Brutknospen von Lunularia nach Leitgeb [4] sich wie die von Marchantia verhalten, so scheint in diesen Lebermoosen Beleuchtung immer dann die Dorsiventralität orientirend zu bestimmen, wenn die Entwicklung mit einem noch nicht dorsiventralen Ausgangspunkt anhebt und dieser nicht mit einem dorsiventralen Thallus verknüpft ist, wenigstens werden an den Seitensprossen Ober- und Unterseite wie am mütterlichen Thallom orientirt. Vielleicht gelten diese oder ähnliche Beziehungen auch für andere laubige und beblätterte Lebermoose und für bilaterale Laubmoose,

---

1) Pfeffer, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1871, Bd. 1, p. 77. Hier ist Näheres nachzusehen. Die Verhältnisse wurden theilweise von Mirbel erkannt, der indess übersah, dass den Brutknospen selbst nicht Bilateralität inducirt wird und auch die maassgebenden äusseren Factoren nicht präcisirte. Vgl. II, § 71.

2) Abbildungen siehe bei Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 341.

3) Die Keimung d. Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht, 1876, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 74, Abth. 1.

4) Bot. Ztg. 1872, p. 766; Kny, Die Entwicklung der Parkeriaceen 1875, p. 12, Separatabz. aus Nov. act. d. Leopoldin. Academie, Bd. 37.

doch sind entscheidende Untersuchungen noch nicht ausgeführt[1]. Dass in dem beblätterten Lebermoose Calypogeia trichomanes wie in Marchantia die Dorsiventralität streng inhärent ist, ergibt sich aus den von mir angestellten Versuchen[2].

Ein markirter Gegensatz zwischen Spitze und Basis ist bekanntlich, abgesehen von gewissen niederen Pflanzen, allgemein, selbst an einzelligen Objecten, wie an Mucor, gegeben[3], und an den Seitensprossungen ist die Basis stets mit Bezug auf den Ursprungsort definirt. So bestimmt auch schon die Anheftungsstelle der Eizelle im Embryosack der Phanerogamen die Orientirung von Wurzel und Stammspitze, und in den Schwärmsporen von Oedogonium, Ulothrix u. a., die mit ihrem hyalinen Ende sich festsetzen, ist eben hiermit die Basis angezeigt. Dagegen möchte es wahrscheinlicher dünken, dass in der eines Keimfleckes entbehrenden Eizelle von Fucus durch äussere Einflüsse die Verticibasalität inducirt wird, und vielleicht lässt sich an manchen keimenden Sporen niederer Gewächse Aehnliches constatiren. Einen gewissen orientirenden Einfluss hat Leitgeb[4] für den Embryo von Marsilia quadrifolia nachgewiesen. Von den 2 Hälften, in welche die Eizelle durch die erste Theilungswand zerfällt, bildet immer die nach dem Innern der Spore gewandte Hälfte Fuss und Stamm, während die nach dem Archegoniumhals schauende Hälfte Blatt und Wurzel producirt. Wird aber die Spore und somit die Archegoniumachse horizontal gestellt, so entspringt immer die Wurzel aus einem erdwärts, der Stamm aus einem zenithwärts gewandten Quadranten. Innerhalb der ersten Theilhälfte der Eizelle bestimmt also die Schwerkraft den Ursprungsort der Wurzel, resp. des Stammes. Dagegen konnte Leitgeb[5] an einem untersuchten Farnkraut, an Ceratopteris thalictroides, keinen Einfluss äusserer Kräfte auf die Orientirung des Embryos in dem Archegonium entdecken.

Eine nur locale Induction erfahren, wie schon bemerkt, die entschieden dorsiventral gebauten und mit Bezug auf die Reactionsfähigkeit von Ober- und Unterseite anisotropen Prothallien von Farnkräutern[6]. Die stärkst beleuchtete Seite wird hier immer zur morphologischen Oberseite, und bei Beleuchtung von unten können deshalb auch Rhizoiden und Geschlechtsorgane auf der zenithwärts gewandten Prothalliumfläche entstehen. Die Dorsiventralität ist übrigens in den beeinflussten Partien, von einem gewissen Alter ab, inhärent, ob aber

---

1) Vgl. Leitgeb, Zur Kenntniss d. Wachsthums von Fissidens 1874, p. 19, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 69, Abth. 1; Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 257.

2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1871, Bd. 1, p. 94.

3) Vgl. Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 12.

4) Zur Embryologie d. Farne, 1878, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 77, Abth. I, p. 222.

5) Studien über Entwicklung d. Farne, 1879, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1879, Bd. 80, Abth. 1, p. 201.

6) Leitgeb, Flora 1877, p. 174, u. 1879, p. 317; Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1879, Bd. 80, Abth. I, p. 201. — Nach den exacten Untersuchungen Leitgeb's ist die Annahme Bauke's, die Schwerkraft inducire die Dorsiventralität, jedenfalls irrig. Einen bis zu einem gewissen Grad wirksamen Factor mag immerhin die Schwerkraft abgeben. Bauke's Arbeiten finden sich in: Bot. Ztg. 1878, p. 771; Flora 1879, p. 44, u. Sitzungsb. d. Brandenb. Bot. Vereins 1879, p. 121. Prantl (Bot. Ztg. 1879, p. 697) bestätigt die Erfahrungen Leitgeb's.

eine solche nothwendig ausgebildet werden muss, lassen die bisherigen Erfahrungen nicht entscheiden, machen es aber eher unwahrscheinlich. Die eben aus Sporen hervorgehenden Prothallien sind nach Leitgeb noch nicht dorsiventral und stellen sich durch geotropische Wendung senkrecht aufwärts.

Ausgezeichnete Beispiele von localer Induction hat Frank für verschiedene Coniferen kennen gelernt. Bekanntlich sind die Seitenäste von Taxus baccata, Abies canadensis u. a. mehr oder weniger zweizeilig beblättert, und ihre Anisotropie gibt sich darin zu erkennen, dass sie umgewandt in Folge geotropischer u. s. w. Wirkung durch Wendungen in die alte Lage zurückkehren. Wird aber der Zweig vor dem Austreiben der Winterknospen in einer andern Lage festgehalten, so wird die Bilateralität in der dieser Lage entsprechenden Weise inducirt, und zwar ist diese Induction nach geringer Entwicklung der Triebe vollbracht, so dass nunmehr nach einer Umkehrung diese Jahrestriebe in die beim Austreiben gegenüber der Lothlinie innegehabte Orientirung zurückstreben. Die Schwerkraft bestimmt hier (wenigstens jedenfalls wesentlich) die Induction, und wenn die vorjährigen Triebe gerade um 180° gedreht festgehalten wurden, wird der vorjährige Zuwachs seine fixirte Unterseite, der diesjährige seine Oberseite dem Zenith zukehren [1]).

Eine Drehung in den noch nicht inducirten Knospen der genannten Coniferen findet nicht statt; dieses gibt sich auch in der Gestaltung der Nadeln kund. Es besteht nämlich eine Anisophyllie, vermöge welcher normalerweise die Grösse der zweizeilig geordneten Nadeln von der Bauchseite zur Rückenseite des Zweiges abnimmt; dieses Verhältniss ist aber, wie Frank bemerkte, umgekehrt, wenn Knospen im Frühjahr in um 180° gedrehter Lage zum Austreiben gebracht wurden. Dabei hat indess die Grössendifferenz der Nadeln an solchen Trieben sich verringert, und thatsächlich handelt es sich wieder um nur eine, jedoch schon frühzeitiger erzielte, gleichfalls von der Schwerkraft abhängige Induction. Denn Kny [2]) fand an den um 180° gedrehten Zweigen die jetzt zenithwärts stehenden Nadeln des nächsten Frühjahrstriebes noch relativ gross, dagegen boten die nächstjährigen Triebe die gewöhnliche Anisophyllie (bei der also die zenithwärts sehenden Nadeln relativ klein sind), als die Zweige mittlerweile die mit der ersten Umwendung erzielte Lage behalten hatten. Offenbar war also den im ersten Versuchsjahre entwickelten Nadeln schon die bezügliche Anisophyllie inducirt, und dieses wird vollständig verständlich, wenn man beachtet, dass schon im Laufe des Sommers die im nächsten Jahre zu entfaltenden Blätter angelegt werden, die Versuchszweige also erst im zweiten Jahre des angestellten Experiments Blätter entwickelten, welche in der durch Umwenden hergestellten Lage auch angelegt waren.

Bei Thuja occidentalis (und ähnliche Cupressineen mögen sich wohl analog verhalten) sind die Aeste gleichfalls wie bei Taxus anisotrop, zugleich aber wird hier nach Frank [3]) durch Beleuchtung eine dorsiventrale Ausbildung der Blätter herbeigeführt, während bei Taxus, Abies u. s. w. Ober- und Unterseite der Blätter mit Bezug auf den erzeugenden Ast ausgebildet wird. Die Seitenäste

---

1) Frank, Bot. Ztg. 1868, p. 880; Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 22.

2) Bot. Ztg. 1873, p. 434.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 147.

von Thuja sind bekanntlich streng in einer Ebene verzweigt. Die schuppenförmigen, angepressten Blätter bilden an den platt gedrückten Zweiglein 4 Zeilen, von denen je eine nach oben und unten schaut (Facialblätter), während jede Kante von einer Reihe kielförmig reitender Blätter (Marginalblätter) besetzt ist, deren eine Hälfte demgemäss auf die Oberseite, deren andere Hälfte auf die Unterseite zu liegen kommt. Ein Querschnitt durch ein solches Zweiglein bietet ähnliche anatomische Differenzen wie ein bifaciales Blatt, so dass der Regel nach nur die nach unten gewandten morphologischen Rückenflächen, an den Marginalblättern also nur je eine Blatthälfte Spaltöffnungen führen und übrigens ähnliche anatomische Differenzen im inneren Bau hervortreten, wie an ausgesprochen bifacialen Blättern.

Diese anatomischen Unterschiede entspringen indess nach Frank durchaus localer Induction, die jedenfalls wesentlich von der Beleuchtung in der Weise abhängig ist, dass die relativ stärker beleuchtete Seite sich zur Unterseite ausbildet. Demgemäss konnte auch Frank erzielen (indem er im Freien die Zweige in umgekehrter Lage festhielt oder auch nur deren Oberseite mit einem schwarzen Tuch bedeckte), dass an den Neuzuwachsen Ober- und Unterseite gerade entgegengesetzt orientirt waren, als an den älteren Partien. Die nur locale Induction trat dabei schlagend hervor, und die sofortige Wirkung der neuen Aussenverhältnisse machte sich an den beim Umkehren schon vorhandenen Blattanlagen darin bemerklich, dass an ihnen die anatomische Differenz mehr oder weniger verwischt war. Ferner nahmen sogar die basalen Partien desselben Blattes eine den durch Umwendung erzielten Verhältnissen mehr entsprechende Ausbildung an, was sich eben daraus erklärt, dass diese Zonen der basipetalen Entwicklung halber sich in einem weniger fortgeschrittenen Entwicklungsstadium befanden und die Dorsiventralität demgemäss zur Zeit der Umkehrung weniger nachhaltig inducirt war.

Uebrigens scheint die Ausbildung der anatomischen Differenz bei Thuja zu unterbleiben, wenn in äusseren Einwirkungen keine Ursache dafür gegeben ist. Ob es einer solchen bedarf, um die Seitenzweige von Taxus und Abies bilateral zu machen, ist noch zu entscheiden. Jedenfalls geht Dorsiventralität und Anisotropie verloren, wenn ein Seitentrieb den Hauptstamm ersetzt, doch kommen bei diesem durch Decapitiren erzielten Erfolge innere Wechselwirkungen vielleicht entscheidend in Betracht[1]. Immerhin ist es wohl möglich, dass schon an manchen Coniferen die zwangsweise Entwicklung in verticaler Lage die Ausbildung der Bilateralität der Seitenzweige verhindern kann[2].

Die Coniferen dürften überhaupt geeignete Objecte liefern, um die Bedeutung innerer Wechselwirkungen auf die morphologische Ausbildung von Producten des Mutterorganes zu verfolgen. Interessant sind in dieser Hinsicht auch die Erfahrungen an Stecklingen von Cupressineen. Werden zu diesen die üblichen flächenförmigen Auszweigungen genommen, so wachsen dieselben in der bisherigen Gestaltung fort[3], das Gleiche thun aber auch die allseitig

1) Vgl. für andere Pflanzen Göbel, Bot. Ztg. 1880, p. 817.

2) Vgl. Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 281.

3) Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 22. Vgl. dazu Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 183, Anmerkg.

gleichmässig mit abstehenden Nadeln besetzten Seitentriebe, die an den Keimpflanzen von Thuja, Chamaecyparis, Biota erscheinen[1]. Die so fixirten, habituell an Juniperus-Arten erinnernden Formen sind in den Gärten als Retinispora bekannt. An solchen Exemplaren bilden sich gelegentlich, jedoch keineswegs immer mit höherem Alter, einzelne Zweige zu den flächenförmigen Verzweigungssystemen um. In den fraglichen, von der Mutterpflanze getrennten, allseitig beblätterten Seitentrieben kommen also nicht oder nur vereinzelt die Constellationen zur Ausbildung, welche den neu entstehenden Seitentrieben an der Keimpflanze, von einem gewissen Entwicklungsstadium ab, den bilateralen Character aufdrängen.

Noch leichter umwendbar als bei den Nadelhölzern ist nach Sachs[2] die den Sprossen von Epheu durch Beleuchtung inducirte Bilateralität, welche sich übrigens in dorsiventralem Bau und in Reactionsfähigkeit zu erkennen gibt. Bei den Sprossen von Tropaeolum majus erstreckt sich die Induction wesentlich darauf, dass die ohnedies radiär bleibenden Stengel im Dauerzustand die Lage bewahren, welche sie während der Ausbildung unter dem Einfluss äusserer Agentien inne hatten[3], und ein solches Verhältniss trifft schliesslich in allen Fällen zu, in denen bestimmte Gestaltungen und Richtungsverhältnisse in Abhängigkeit von äusseren Einflüssen sich ausbilden. Ohne hier noch besondere Beispiele anzuführen, ist doch mit dem Gesagten die graduelle Abstufung der localen Induction zur Genüge gekennzeichnet.

Wie der durch den Einfluss eines Magneten inducirte Magnetismus in weichem Eisen mit Aufhören der veranlassenden Ursache schnell verschwindet, in anderen Eisensorten sich schon länger erhält und im Stahl dauernd werden kann, so verhalten sich auch die Pflanzen hinsichtlich der Nachhaltigkeit der Induction spezifisch verschieden. Selbst wo die Bilateralität dem Experimentator inhärent entgegentritt, ist immer noch nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, dass durch besondere Constellationen oder durch lange Zeit fortgesetzte Einwirkungen zu erreichen ist, was eine zeitlich beschränkte Versuchsanstellung nicht vermag. Auch hinsichtlich der Nachwirkung der Tages- und Jahresperiode sind wir ja ähnlichen Verhältnissen und Fragen begegnet.

Im Lichte solcher Erwägungen müssen alle bezüglichen Fälle betrachtet werden, und aus den bekannten Thatsachen können wir so viel ableiten, dass eben in jedem concreten Fall nur die Erfahrung, nicht aber die Grösse des dorsiventralen Gegensatzes darüber ein Urtheil gestattet, ob es sich um inhärente oder um durch Aussenkräfte inducirte Bilateralität handelt. Jedenfalls ist in den in Abhängigkeit vom Licht dorsiventral ausgebildeten Sprossen von Thuja der anatomische Unterschied zwischen Licht- und Schattenseite viel grösser als in gar vielen Blättern, deren Ober- und Unterseite aus inhärenten Ursachen in bestimmter Orientirung zum Muttterspross sich ausbildet.

Die ausgedehnte Behandlung der einzelnen einschlagenden Fälle gehört mehr in das Gebiet der Morphologie als einer allgemeinen Physiologie, der es um Darlegung des Wesens der Sache zu thun ist. Zudem sind die ziemlich

---

1) Beissner, Gartenflora 1879, p. 109; Hochstetter, ebenda 1879, p. 362. Die Richtigkeit dieser Angaben kann ich bestätigen.

2) L. c., p. 257. 3) Sachs, l. c., p. 271.

zahlreichen Thatsachen, die sich hier anreihen würden, zumeist noch nicht so gesichtet und studirt, um entscheiden zu können, wo inhärente Ursachen oder fortwirkende resp. locale Induction vorliegt, oder ob es sich vielleicht nur um Fixirung eines Erfolges äusserer Agentien durch Uebergang in Dauergewebe handelt. Das aber scheint aus den bekannten Fällen hervorzugehen, dass auch, wenn innere Ursachen maassgebend sind, doch äussere Agentien, insbesondere Licht und Schwerkraft, je nach der Art der Einwirkung, die bilateralen Gegensätze bis zu einem gewissen Grad zu steigern oder zu verringern vermögen.

Im Gegensatz zu Taxus und Abies ist die Bilateralität der anisotropen (und plagiotropen, d. h. sich in einen Winkel gegen Lothlinie und Lichtrichtung stellenden) Zweige von Tilia, Carpinus, Ulmus von innern Ursachen abhängig. Es geht dieses aus den Experimenten Frank's[1]) hervor und folgt auch für noch andere Laubholzarten aus der von Sachs[2]) betonten verschiedenen Orientirung des Hauptschnittes in End- und Seitenknospen, vermöge welcher letztere mit der Entfaltung eine Drehung um ihre Achse ausführen müssen. Auch an Selaginella[3]) und an Lemna[4]) lässt sich die Bilateralität der Triebe nicht umwenden. Gleiches gilt nach Wiesner[5]) für Goldfussia anisophylla, während nach unserem Autor die aufrechten Zweige von Goldfussia isophylla Anisophyllie ausbilden, wenn sie gezwungen werden, in horizontaler Richtung fortzuwachsen. Uebrigens scheint an Laubhölzern eine Neigung der Aeste gegen die Vertikale vielfach dahin zu wirken, dass die auf der Unterseite der Zweige entspringenden Blätter grösser ausfallen als die Blätter der Oberseite[6]). Auch die beiden Blatthälften scheinen nach Wiesner (l. c., p. 383) unter dem Einfluss der Schwerkraft eine gewisse Grössendifferenz ausbilden zu können, doch entstehen die asymmetrischen Blattformen von Begonia und andern Pflanzen sicher aus inneren Ursachen[7]). Beispiele für Induction mögen wohl die symmetrisch ausgebildeten Laubmooskapseln bieten[8]), und die Beobachtungen Stahl's[9]) an Endocarpon zeigen einen bemerkenswerthen Einfluss einseitiger Beleuchtung auf die Gestaltung dieser Flechte.

Der Gegensatz zwischen Spitze und Basis wird gleichfalls nach obigen Gesichtspunkten zu beurtheilen sein. An manchen niederen Organismen wird gewiss, im Sinne der localen Induction, eine Umwendung möglich sein, da zwischen den frei schwimmenden Fäden einer Spirogyra, die einen Gegensatz zwischen Spitze und Basis nicht bieten, und festsitzenden Algen, an denen ein solcher mehr oder weniger deutlich hervortritt, graduelle Abstufungen bestehen. Einen Uebergang der Wurzelspitze in eine sich beblätternde und auf-

---

1) Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 34.

2) Lehrbuch, IV. Aufl., p. 212. Näheres ist hier nachzusehen, wo auch auf Irrthümer und Beobachtungsfehler Hofmeister's hingewiesen ist, dessen Angaben ich hier nicht weiter berücksichtige.

3) Pfeffer, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1871, Bd. 1, p. 94.

4) Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 185.

5) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1868, Bd. 58, Abth. 1, p. 382.

6) Wiesner, l. c., p. 369; Frank, Bot. Ztg. 1868, p. 873, u. Jahrb. f. wiss. Bot., l. c., p. 153. Ueber ungleiches Dickenwachsthum des Holzkörpers schiefstehender Aeste vgl. II, § 71.

7) Vgl. Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 213.

8) Vgl. Wichura, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 197.

9) Beiträge z. Entwicklungsgesch. d. Flechten 1877, Heft 2, p. 18.

wärts wendende Stammspitze ist ferner für Neottia nidus avis[1], Anthurium longifolium[2] und Selaginella[3] bekannt. Bei letzterer Pflanze scheinen auch äussere Ursachen wenigstens einen begünstigenden Anstoss zu geben, während bei Neottia diese Vertauschung von Spitze und Basis normal ins Leben tritt. Eine solche Ueberführung durch äussere Kräfte ist bis dahin nicht gelungen, und ausgebildete Stengeltheile und Wurzeln sind nach dem Umkehren offenbar wenig geeignet, um Communication und Correlation zwischen Wurzeln, resp. Trieben normal zu unterhalten, die an umgekehrt eingesetzten Pflanzen an der in dem Boden befindlichen morphologischen Spitze, resp. die Triebe an den in Luft befindlichen Wurzeln als Neubildungen entstanden.

In der That macht sich an Stengel- und Wurzelstücken, wie aus Vöchting's[4] Untersuchungen im Näheren hervorgeht, ein Unterschied zwischen den beiden Polen bemerklich, der an der ganzen Pflanze und an jedem Stengel- oder Wurzelfragment hervortritt, so dass also die Lage der Querschnitte Spitze und Basis definirt, analog etwa wie bei einem Magneten, dessen Fragmente sämmtlich einen Nord- und Südpol ausbilden. Dieser Gegensatz spricht sich an den Stengel- und Wurzelfragmenten in der Productionsthätigkeit aus, indem in der Nähe des einen Pols allein oder vorwiegend Wurzeln entstehen, an dem andern Pol präformirte oder neugebildete Knospen zur Entwicklung kommen. Letztere bilden sich an dem morphologisch basiskopen Ende der Wurzelfragmente, während an Zweigen, die am akroskopen Ende befindlichen Knospen in der Entwicklung gefördert sind. Doch verhalten sich die mehr oder weniger senkrecht abwärts wachsenden Rhizome von Cordyline und Yucca nach Sachs[5] ähnlich wie Wurzeln, und nach Vöchting produciren die blattähnlichen Stengel verschiedener Pflanzen, wie ächte Blätter, an der basiskopen Schnittfläche zugleich Stammknospen und Wurzeln[6]. An den theilweise schon vom Augenblick der Entstehung abwärts gerichteten Zweigen von Trauerbäumen und an Kartoffelknollen, deren Hauptachse während der Bildungszeit horizontal gerichtet war, macht sich Spitze und Basis ebenso wie an den aufrecht gewachsenen Stengeltheilen bemerklich[7]. Jedenfalls aber reichen die mitgetheilten Thatsachen aus, um zu zeigen, dass morphologische und physiologische Polarität nicht immer gleichsinnig coincidiren.

Auf die von Vöchting ausgeführten Experimente, die übrigens ein wesentlich gleiches Resultat für ausgewachsene und noch wachsende, sowie für krautige und holzige Pflanzentheile lieferten, kann im Näheren nicht eingegangen werden. Der oben im Allgemeinen hervorgehobene Gegensatz hinsichtlich der Productionsthätigkeit gilt zunächst für den Fall, dass innere und äussere Bedingungen im Uebrigen für akroskopes und basiskopes Ende des Wurzel- oder Stengelfragments dieselben sind. Dann treten die fraglichen Gegensätze in der besagten Weise an aufrecht oder umgekehrt in feuchter Luft aufgehängten Stengel- oder

---

1) Irmisch, Biolog. d. Orchideen 1853, p. 26; Prillieux, Annal. d. scienc. naturell. 1856, IV sér., Bd. 5, p. 279.

2) Göbel, Bot. Ztg. 1878, p. 645.

3) Pfeffer, in Hanstein's botan. Abhandlg. 1871, I, Heft 4, p. 67. Hier sind p. 74 noch einige andere unsicherere Beispiele citirt.

4) Organbildung im Pflanzenreich, 1878. Aeltere Lit. ist hier citirt.

5) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1880, Bd. II, p. 475.

6) L. c., p. 92, u. Bot. Ztg. 1880, p. 603.

7) Vöchting, Bot. Ztg. 1880, p. 598 u. 605.

Wurzelstücken auf. An manchen Pflanzen, wie an Zweigen von Weide, Sambucus u. a., an Wurzeln von Populus, Ulmus, hat die Abwärtswendung des normal zenithwärts gerichteten akroskopen Endes gewöhnlich keinen hervorragenden Einfluss auf die Productionsthätigkeit. Ein solcher macht sich indess an anderen umgekehrt aufgehängten Zweigen darin bemerklich, dass Wurzeln nunmehr auch ferner von dem basiskopen Ende entstehen (l. c., p. 187), und auch an Weidenzweigen (l. c., p. 184) u. a. wurde in solchen Versuchen, also durch den Einfluss der Schwerkraft, der Gegensatz zwischen Spitze und Basis etwas abgeschwächt. Die Schwerkraft äussert ausserdem noch darin einen Einfluss, dass öfters an horizontal gelegten Zweigen am akroskopen Ende die zenithwärts gewandten Knospen in der Entwicklung gefördert werden, während am basiskopen Ende Wurzeln reichlicher auf der erdwärts gewandten Seite ihren Ursprung nehmen.

Der polare Gegensatz ist übrigens spezifisch und individuell verschieden stark ausgeprägt, variirt auch wohl mit dem Alter, da Vöchting (p. 64) an diesjährigen Zweigen von Lycium barbarum Spitze und Basis scharf definirt fand, an älteren Zweigen aber die Wurzeln überall am Zweige entstanden. Immer stellt die im Zweige oder in der Wurzel bestehende Polarität nur eine Wachsthumsursache vor und dieserhalb kommen auch mehr oder weniger abweichende Resultate heraus, wenn andere innere oder äussere Ursachen mitwirkend eingreifen. So werden Knospen ungleicher Dignität nicht gleich leicht zur Entwicklung angetrieben, und primäre Knospen sind, wie ja auch die Erfahrung beim Belauben der Bäume lehrt, gegenüber secundären Knospen im Vortheil[1]), ebenso fand Vöchting (p. 70), dass schon vorhandene Wurzelanlagen den erst zu bildenden in der Entwicklung vorauseilten, ferner sind bei Tradescantia und anderen Pflanzen die Stengelknoten hinsichtlich der Wurzelbildung im Vortheil (Vöchting, l. c., p. 75). Solche Umstände können herbeiführen, dass trotz gleichförmiger äusserer Bedingungen doch zunächst die von den Polen entfernteren Knospen oder Wurzeln sich entwickeln. Uebrigens pflegen auch bei gleicher Dignität einige Knospen auszutreiben, so dass Triebe in nächster Nähe und in einiger Entfernung vom basiskopen Ende des Zweiges erscheinen.

Da jede Knospe entwicklungsfähig ist und jede Stelle des Zweiges Wurzeln produciren kann, so lässt sich auch durch entsprechende äussere Eingriffe erreichen, dass nur das akroskope Ende Wurzeln bildet, oder dass nur die fern von diesem befindlichen Knospen austreiben. Aber selbst als Vöchting an umgekehrten Zweigstücken von Lycium barbarum erreicht hatte, dass die im Boden befindliche morphologische Spitze bewurzelt war und Laubtriebe sich gegen das basiskope Ende hin gebildet hatten, gingen diese und der umgekehrte Stengel im dritten Jahre zu Grunde. An anderen Pflanzen gelang Vöchting eine so weitgehende Umkehrung nicht, und die von diesem gegebene Kritik (p. 199) der älteren Mittheilungen über gelungene Umkehrung von Bäumen zeigt, dass diese Angaben mit Vorsicht aufzunehmen sind, obgleich die Möglichkeit gelungener Umwendung nicht bestritten werden kann. Wenn nun an Blattfragmenten an demselben Pole, d. h. am basiskopen Ende, gleichzeitig Wurzeln und Knospen ihren Ursprung nehmen, so ist dieses offenbar insofern eine zweckentsprechende Einrichtung, als ein Blattstück wohl weniger geeignet sein dürfte, als Verbindungsstück zwischen einem Stengel und einer Wurzel die Wechselbeziehungen zwischen diesen zu unterhalten. Verhalten sich auch Triebe mit begrenztem Wachsthum analog wie Blätter, so ist mir mindestens fraglich, ob solches allgemein gültig ist, und mit Vöchting (p. 109) möchte ich das begrenzte Wachsthum als solches nicht als Ursache des fraglichen Verhaltens der Blätter ansprechen.

Die inneren Ursachen, welche die Ausbildung der Pole an Theilstücken veranlassen, müssen von der Induction der Verticibasalität in die Pflanze unterschieden werden. Lassen sich jene auch nicht näher präcisiren, so dürften sie doch wohl im Zusammenhang mit dem Stoffaustausch stehen. Denn ein Ringelschnitt wirkt nur dann wie eine vollständige Durchschneidung, wenn mit jenem die Unterbrechung der Siebtheilelemente erzielt wird[2]), die nach Bd. I, § 63 nöthig ist, um Proteinstoffe zu translociren und so den nothwendigen Stoffaustausch in Stengeln und Wurzeln zu unterhalten.

Die Induction dieser polaren Gegensätze in der Pflanze ist noch nicht näher untersucht, doch dürfte sie, wie schon angedeutet, bei höheren Pflanzen theilweise der Corre-

---

1) Vgl. Vöchting, l. c., p. 242. Auch de Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. 1, p. 442.
2) Vöchting, l. c., p. 40, 64, 73, 87.

lation der Organe entspringen, wobei indess, nach den Erfahrungen über Dorsiventralität, nicht ausgeschlossen ist, dass in concreten Fällen äussere Kräfte eine fortwirkende oder locale Induction erzielen. Die Annahme von Sachs[1], der fragliche polare Gegensatz werde durch die verticale Stellung der Pflanzenorgane, durch den Einfluss von Schwerkraft und vielleicht auch des Lichtes inducirt, hat nach den Beobachtungen Vöchting's an Kartoffelknollen und hängenden Zweigen von Trauerbäumen sicher keine durchgreifende Gültigkeit und ist bis jetzt für Stengel- oder Wurzelgebilde eines phanerogamischen Gewächses nicht erwiesen. Selbst wenn die Schwerkraft an der ursprünglichen Ausbildung dieser Polarität Antheil hat, so muss sie deshalb doch nicht die wesentlich bestimmende Ursache an den derzeit gegebenen Pflanzen sein, und das folgt auch nicht daraus, dass bei umgekehrter Stellung der Zweige der Gegensatz von Spitze und Basis an manchen Pflanzen etwas abgeschwächt wird, denn auch bei Selaginella wird die dorsiventrale Ausbildung der in umgekehrter Lage dem Licht exponirten Triebe in etwas vermindert.

Reproductionsvorgänge.

§ 40. Beispiele für wechselseitige Beeinflussungen liefern auch die durch Verletzung erzielten Wachsthumsvorgänge, vermöge welcher eine Pflanze Ersatz für die fehlenden Theile gewinnt. Denn offenbar bedarf es besonderer, von dem bestehenden Complex ausgehender Wirkungen, damit die weggeschnittene Wurzelspitze wieder in zuvoriger Gestalt regenerirt wird oder damit aus einem zu verschiedener Bildung befähigten Zellcomplex je nach Umständen eine Wurzel oder ein Spross hervorgeht. In dieser Hinsicht sind die Reproductionserscheinungen an Stengel- und Wurzelstücken lehrreich, an denen ja immer mit den Schnittflächen die beiden Pole bestimmt sind. Somit hat man es hier ganz in der Gewalt, den Ort zu definiren, an welchem neue Wurzeln entstehen sollen und an welchem am Stengel die schon vorhandenen Knospen auswachsen, die an einem Wurzelstück an einer der Schnittflächen neugebildet werden, während an dem anderen Pole (dem der Wurzelspitze zugewandten) neue Seitenwurzeln sich bilden.

Der Zellcomplex (oder die Zelle), aus welcher die Neubildung hervorging, hatte somit noch keine unveränderliche Function. Denn die durch eine Verletzung verursachten, aber von Wechselwirkungen in der Pflanze abhängigen Impulse veranlassten nicht nur die vielleicht normalerweise schon auf ihrer endlichen Gestaltung angekommenen, aber noch bildungsfähigen Zellen, von neuem ein Wachsthum zu beginnen, sondern bestimmten auch die Qualität dieses Wachsens und der damit erzielten Gestaltung[2]. Entscheidend hierfür ist aber die aus der Polarität an den Theilstücken entspringende, an Spitze und Basis differente Wirkung, die für den sich fortbildenden Zellcomplex ja auch aus der Umgebung stammt. Somit haben diese veranlassenden Actionen eine analoge Bedeutung, wie äussere Anstösse, die ja zuweilen auch (z. B. relative Lichtentziehung bei Lepismium, I, § 31) der Anstoss zu Neubildungen werden. Eine nur indirecte Verknüpfung des äusseren Einflusses mit dem Geschehen kann freilich auch in anderen Fällen bestehen, in welchen jene nicht so klar hervortritt, als in den Reproductionserscheinungen an Theilstücken, die

---

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1880, Bd. 2, p. 469, 484 u. s. w. — Vgl. die Entgegnung Vöchting's, Bot. Ztg. 1880, p. 593.

2) Vgl. Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 240.

eben evident zeigen, dass die Verletzung nicht direct die Qualität der Production verursacht. Dem zur Entwicklung getriebenen Zellcomplex ist aber gleichzeitig, mögen innere oder äussere Ursachen die Veranlassung gewesen sein, eine innere Disposition inducirt, vermöge welcher er nun einem bestimmten Ziele zusteuert, und durch veränderte äussere Einwirkungen kann eine definitive Wurzelanlage nicht in eine Laubknospe umgewandelt werden.

Als Erfolg der Verletzung und der hiermit hergestellten Constellation von Wechselwirkungen kommen also in Theilstücken (Zellen oder Zellcomplexen) potentiell vorhandene Fähigkeiten zur Geltung, die im Verband mit der intacten Pflanze nicht in Anspruch genommen, resp. in ihrer Ausbildung gehemmt waren. In der unverletzten Pflanze ist somit die Zelle gleichfalls von der Correlation mit dem Ganzen abhängig und ihre Thätigkeit wird eben nach Maassgabe der bestehenden Wechselwirkungen regulirt.

Was die potentiell vorhandenen, wenn auch schlummernden Eigenschaften nicht erlauben, vermag natürlich ein Theilstück des Organismus nicht zu leisten, und dieses gilt auch für den Fall, dass es sich um die Ergänzung eines Fragments zur Totalität, d. h. zu einer existenzfähigen Pflanze handelt. Freilich fallen bei diesen Reproductionserscheinungen isolirter Stücke auch andere Momente ins Gewicht, die eventuell der Entwicklungsthätigkeit eines Fragmentes eine Grenze setzen.

An niederen Organismen vermögen erfahrungsgemäss selbst kleine Fragmente sich zum Ganzen zu regeneriren. Denn bei Spirogyra geht aus einer einzelnen abgetrennten Zelle wieder ein ganzer Algenfaden hervor, bei Vaucheria [1]) und Algen aus der Familie der Siphonocladiaceen [2]) reichen schon ganz kleine Protoplasmafragmente zur Wiederbildung eines Organismus aus, auch Theilstücke der Schwärmsporen von Vaucheria, Oedogonium u. a. [3]) Algen vermögen noch sich fortzubilden. Nach Schmitz gehen aber Protoplasmafragmente von Valonia und Siphonocladus, sofern sie keinen der zahlreich in diesen Pflanzen vorhandenen Zellkerne enthalten, zu Grunde, doch kann natürlich nur die Erfahrung entscheiden, ob allgemein bei den genannten Pflanzen die Regenerationsfähigkeit an die Existenz eines Zellkerns gekettet ist.

Bei höheren Pflanzen dürfen die Stengel-, Wurzel- oder Blatttheile nicht unter eine gewisse Grösse sinken, um reproductionsfähig zu sein. Immerhin sah Vöchting an nur einige Centimeter langen Stücken von Weidenzweigen und an einem 25 mm langen Internodiumstück von Heterocentron allerdings spärliche Wurzelbildung (l. c., p. 37 u. 73) [4]). Deshalb kann aber doch die einzelne Cambialzelle in sich die Fähigkeit zur Entwicklung zum Ganzen tragen, da wohl Nahrungsmangel und vielleicht noch andere aus der Wechselwirkung entspringende Hemmungen die Ursache sein dürften, dass zu kleine Stücke eine

---

1) Lit. vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 128.

2) Schmitz, Beobachtg. über die Siphonocladiaceae 1879, p. 33, Separatabz. aus Festschrift d. naturf. Ges. zu Halle.

3) Lit.: Thuret, Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér., Bd. 19, p. 273; A. Braun, Ueber d. Erscheinung d. Verjüngung in d. Natur 1849—50, p. 174; Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, I, p. 174; Hofmeister, Zelle 1867, p. 74.

4) Eine Discussion über das, was Individuum zu nennen, ist hier nicht am Platze. Vgl. übrigens Vöchting, l. c., p. 245.

Reproductionsthätigkeit nicht entwickeln. Aus einer einzelnen Zelle geht die Pflanze auch bei der geschlechtlichen Fortpflanzung hervor, doch würde die Eizelle ohne Ernährung durch die Mutterpflanze schwerlich fortkommen. Indess müssen nicht mit der Arbeitstheilung in jeder einzelnen Zelle einer höher differenzirten Pflanze die Fähigkeiten ruhen, eventuell eine existenzfähige Pflanze produciren zu können, und es ist noch eine offene, insbesondere auch für das Verständniss der Sexualität bedeutungsvolle Frage, unter welchen Umständen eine Zelle oder ein Zellcomplex geeignet ist, den mütterlichen Organismus zu regeneriren. — Die kleinsten, noch Wurzeln producirenden Theilstücke von Zweigen zeigten übrigens nach Vöchting den Gegensatz zwischen Spitze und Basis in demselben Sinne, wie grössere Stengelstücke.

Wie schon aus dem Vorigen ersichtlich, vermag die Pflanze nach Verstümmelungen in ausgedehntem Maasse Ersatz für die fehlenden Glieder zu schaffen [1]. An höheren Pflanzen wird diese Reproduction in erster Linie durch Neubildungen vermittelt, seltener das hinweggeschnittene Stück wieder regenerirt. Letzteres geschieht, wie Cisielski [2] beobachtete und Prantl [3] näher verfolgte, an der Wurzel, wenn nur die jugendliche Spitze abgetragen wird. Hier ist dann die durch Auswachsen der Zellen an der Schnittfläche erzielte Regeneration so vollkommen, dass die neugebildete Spitze von der früher vorhandenen kaum unterschieden werden kann. Schnitt aber Prantl an der Maiswurzel die Spitze so weit hinweg, dass von dem äusserlich gelblich erscheinenden Gewebe nichts übrig blieb, so entstand an der Wunde Callus, der nur zur Neubildung von Wurzeln befähigt war. Ein weiteres Beispiel von Regeneration bietet die von Kny [4] beobachtete Ergänzung von Leitbündeln, die eintrat, wenn ohne Verletzung des Vegetationspunctes, unterhalb dieses, eine Hälfte des jugendlichen Stengels entfernt worden war. Bei der Regeneration von Rindenstücken kommen sonst zumeist anatomisch mehr oder weniger abweichende Gewebe zum Vorschein [5]. Nach K. Müller [6] sollen verletzte Blätter von Bryum Billardierii sich wieder zur ursprünglichen Form ergänzen.

Häufiger sind solche Regenerationserscheinungen an niederen Pflanzen. Ich erinnere u. a. daran, dass bei Spirogyra und Vaucheria die mit der Zerschneidung das Ende des Fadens bildenden Theile als Scheitel functioniren [7]. Auch die Wiederbildung des weggeschnittenen Hutes von Agaricus ist ein hierher gehöriges Beispiel [8].

Wie der Complex von Ursachen nicht zu kennzeichnen ist, aus welchem sich die spezifische Gestaltung des Organismus als nothwendige Folge ergibt, so ist auch nicht aus den bestimmenden Ursachen im Näheren zu erklären, welche Combinationen dafür entscheidend sind, dass ein Zellcomplex sich je nach Umständen zu einer Wurzel oder zu einer Zweigknospe entwickelt, eine Wurzel ihre Spitze regenerirt oder das Laub von Marchantia sich dorsiventral ausbildet. Um diese Regenerations- und Reproductionserscheinungen, ferner um Variabilität, Vererbung, Rückschlag u. s. w. verständlich zu machen, hat Ch. Darwin [9] seine bekannte provisorische Hypothese der Pangenesis aufgestellt, die allerdings verschiedene Classen von Thatsachen unter einem Gesichtspunct zu vereinigen vermag. Hiernach ist jeder Organismus, auch noch jede einzelne Zelle, ein Mikrokosmus, »ein klei-

1) Ueber wiederholte Verstümmelung von Keimpflanzen vgl. G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 79.

2) Beiträge z. Biologie v. Cohn 1872, I, Heft 2, p. 21.

3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1874, Bd. I, p. 546.

4) Bot. Ztg. 1877, p. 519.

5) Näheres siehe bei Frank, Handbuch d. Botanik, aus Encyclopädie d. Naturwissenschaften, 1880, Bd. I, p. 381.

6) Bot. Ztg. 1856, p. 200.

7) Ueber Sphacelaria vgl. Magnus, Morphologie d. Sphacelarien 1873, p. 13 u. 18.

8) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 69.

9) Das Variiren d. Thiere u. Pflanzen, übers. von Carus, 1868, Bd. 2, p. 491.

nes Universum, gebildet aus einer Menge sich selbst fortpflanzender Organismen (Keimchen), welche unbegreiflich klein und so zahlreich sind, wie die Sterne am Himmel«. Von den spezifischen Eigenheiten der vorhandenen Keimchen hängen dann auch die potentiellen Fähigkeiten des Fragments einer Pflanze ab, die aber nicht immer alle zur Geltung kommen, da auch spezifische Keimchen lange Zeit ruhen, aus irgend welchen Ursachen aber wieder in entscheidende Thätigkeit treten können.

Die Annahme von Sachs[1]), dass in der Pflanze spezifisch wurzelbildende und spezifisch sprossbildende Stoffe, überhaupt spezifische Bildungsstoffe für verschiedene Organformen vorhanden seien, setzt also, wie Darwin's Pangenesis, materiell differente Körper voraus, die indess von Sachs nicht, soweit sich beurtheilen lässt, wie bei Darwin als selbständiger Fortpflanzung fähige Keimchen angesehen werden, vielmehr als in qualitativer oder quantitativer Hinsicht verschiedene Mischungen von an sich todten Massen erscheinen. Unter solcher Annahme vermag aber die von Sachs zunächst speziell für Organbildung an Pflanzen ausgeführte Hypothese nicht so zahlreiche Classen von Erscheinungen unter einheitlichem Gesichtspunct zu vereinen, als Darwin's Pangenesis. Wenn nun weiter Sachs Schwerkraft und Licht entscheidend auf die räumliche Vertheilung der wurzel- und sprossbildenden Stoffe wirken lässt, so ist dieses doch nur als spezieller Fall der Theorie anzusehen, da ja in vielen Fällen unzweifelhaft die räumliche Orientirung der Organe an der Pflanze unabhängig von äusseren Agentien ist. Uebrigens ist auch in Darwin's Pangenesis die Vertheilung der Keimchen im Organismus als von verschiedenen Umständen beeinflusst hingestellt, wenn auch nicht gerade Schwerkraft und Licht als für spezielle Fälle entscheidend hervorgehoben werden.

Nach Sachs bewegen sich die wurzelbildenden Stoffe abwärts in das Wurzelsystem, während die sprossbildenden Stoffe den Vegetationspuncten des Stammes und der Zweige zufliessen. Dieserhalb sollen sich dann wurzelbildende Bildungsstoffe an der erdwärts gerichteten, sprossbildende Bildungsstoffe an der zenithwärts schauenden Schnittfläche ansammeln, und als Folge dieser Hemmung und Anhäufung würden Sprosse am zenithwärts gewandten, Wurzeln am entgegengesetzten Ende von Zweig- und Wurzelstücken, an einem Blattstück aber Sprosse und Wurzeln am basalen Ende erscheinen, weil nach diesem hin sich im Blatt beiderlei organbildende Substanzen bewegen[2]). Nach den Erfahrungen an hängenden Zweigen von Trauerbäumen u. s. w. kann übrigens die Schwerkraft sicher nicht allgemein die Ursache der Wanderungsrichtung für die sprossbildende und die wurzelbildende Substanz abgeben, auch muss die Schwerkraft eine weitgehende Scheidung dieser spezifischen Bildungsstoffe nicht erzielen können, da jedes noch so fern vom Stamme gelegene Wurzelfragment an der einen Schnittfläche Sprosse producirt[3]), also nach der supponirten Theorie zuvor eine genügende Menge sprossbildender Substanz zugeführt erhalten haben muss.

Um die Gesammtheit der durch äussere Einwirkungen erzielten oder aus Correlation entspringenden Wachsthums- und Bildungsvorgänge (ganz abgesehen von Variabilität u. s. w.) plausibel zu erklären, reicht jedenfalls die von Sachs aufgestellte Hypothese nicht aus, wenn sie sich nicht an Darwin's Pangenesis enger anlehnt. Es geht über mein Ziel hinaus, diese ja der Natur der Sache nach noch auf ganz unsicherem Boden stehenden Hypothesen zu discutiren, und nur der kurze Hinweis mag gestattet sein, dass die thatsächlichen Erfahrungen über Organbildung den Conflux spezifischer Bildungsstoffe, im Sinne von Sachs, als Ursache nicht nothwendig postuliren, auch wenn man die organische Form als den äusseren Ausdruck von stoffbewegenden Kräften vollständig anerkennt. Denn wie eine Schimmelpilzart auf den verschiedensten Nährlösungen gestaltlich und stofflich wesentlich gleich ausfällt und bei gleicher Nährlösung verschiedene Arten in den ihnen eigenen Formen und stofflichen Beschaffenheiten sich ausbilden, so werden auch wohl Zellen

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1880, Bd. 2, p. 452.

2) L. c., p. 470. Auch Duhamel (Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 95) spricht die Saftanhäufung als Ursache des Austreibens von Wurzeln und Sprossen an Stecklingen an. Ferner sollen nach diesem die Wurzeln von dem abwärtssteigenden, also von einem anderen Bildungssaft ihre Nahrung erhalten, als die vom aufsteigenden Saft ernährten Zweige. Vgl. auch Mohl, Linnaea 1837, Bd. 11, p. 487.

3) Vöchting, Bot. Ztg. 1880, p. 615.

im Organismus bei gleicher Nahrung sich nach Maassgabe ihrer spezifischen Eigenheiten gestalten, die aber, auch ohne dass gerade die Nährflüssigkeit different werden muss, doch aus verschiedenen Ursachen sich ändern können. Die auslösenden Wirkungen müssen u. a. an das speziell im Wachsthum verwandte Nährmaterial nicht gekettet sein, auch wenn durch einen hinzutretenden Stoff die Auslösung vermittelt wird. Aber des Hinzutretens eines Stoffes bedarf es wohl nicht immer, um die inneren Dispositionen und mit diesen den Wachsthumserfolg zu modificiren, und vielleicht spielen auch im Organismus Uebertragungen von molecularen Bewegungszuständen eine ausgedehntere Rolle in den Wechselwirkungen von Zellen[1]).

Allerdings mögen mit den inneren Dispositionen auch die stofflichen Qualitäten in der Zelle (oder einem Organe) Modificationen erfahren, doch hat solche durch autonome Thätigkeit geschaffene Aenderung denn doch einen anderen Sinn, als die Annahme, dass eben die Zufuhr spezifisch organbildender Substanzen die Ursache der besonderen Gestaltungsvorgänge wird. Letzteres mag in gegebenen Fällen immerhin zutreffen, wie denn überhaupt jeder in Wechselwirkung tretende Körper vermöge seiner besonderen Affinitäten einen gewissen Effect erzielen muss, nur kann ich die Sachs'sche Hypothese nicht für ausreichend halten, um auch nur die Reproductionserscheinungen zu erklären, die gewiss oft als Erfolg aus sehr verwickelten Wechselwirkungen sich ergeben werden. Und wenn wir die Bedeutung der stofflichen Qualitäten für die Gestaltung im Organismus bemessen wollen, dürfen wir auch nicht vergessen, dass mit demselben Messingstück Apparate sehr verschiedener Art gebaut werden können, die in spezifischer Weise arbeiten.

Kapitel VI.

Krümmungsbewegungen.

Abschnitt I. Allgemeines.

§ 41. Bewegungsthätigkeit geht keiner lebendigen Pflanze ab, denn schon jeder Zuwachs erzielt eine räumliche Verschiebung, und so lange die Pulse des Lebens schlagen, vollziehen sich Lagenänderungen im Protoplasmakörper, die auch zu freien Ortsbewegungen dieses lebendigen Organismus führen, wenn nicht eine umgrenzende Zellwand nach Aussen hin eine Schranke bildet. Diese Protoplasmabewegungen, sowie freie Ortsbewegungen der Organismen finden erst weiterhin Besprechung, während Kap. VI und VII Bewegungen behandeln, zu denen auch die an die Scholle gefesselten Pflanzen befähigt sind, Bewegungen, die in langsamer oder schneller ausgeführten Krümmungen oder Zuckungen von Gliedern der Pflanze bestehen.

Diese mannigfachen Bewegungen haben wir sowohl hinsichtlich ihrer mechanischen Ausführung als auch hinsichtlich ihrer Veranlassung und Ziele zu betrachten, und indem wir diese letztgenannten Gesichtspunkte zum Ein-

---

1) Vgl. I, § 62. — Auch die I, § 71 erwähnte Hemmung der Entwicklung von Spaltpilzen durch Alkoholgährung erzeugende Sprosspilze ist bemerkenswerth.

theilungsprincip wählen, schliessen wir uns wesentlich den schon von de Candolle[1]) und Dutrochet[2]) befolgten Classificationen an. Je nachdem die Veranlassung zu den Bewegungen unabhängig von äusseren Anstössen, resp. in solchen gegeben ist, werden autonome oder spontane Bewegungen, resp. paratonische, inducirte oder Receptions-Bewegungen unterschieden[3]). Der äussere Anstoss kann in Reizen verschiedener Art, in Wirkungen von Licht, Schwerkraft, Contact, chemischen Einflüssen, Temperatur, Feuchtigkeit u. s. w. gegeben sein. Wesentlich nach den verschiedenen auslösenden Ursachen sind im Folgenden die Receptionsbewegungen gruppirt, und dieses gilt auch hinsichtlich der nyctitropischen und heliotropischen Bewegungen, welche wohl beide vom Licht, jedoch von verschiedenen auslösenden Wirkungen dieses abhängig sind. Die Bewegungen der Ranken- und Schlingpflanzen sind des analogen Zweckes halber zusammengestellt, obgleich nur bei ersteren eine Reizbarkeit durch Contact zum Umschlingen der Stütze führt, die von den nicht in dieser Weise reizbaren Schlingpflanzen vermöge der autonomen Nutationen des Stengels umwunden wird. Die Stütze kommt bei den Schlingpflanzen nur durch ihren mechanischen Widerstand in Betracht, durch welchen natürlich, so auch durch die zu überwindende Last, Bewegungen beeinflusst werden können. Auch die mechanisch durch Belastung erzielten Bewegungen können der Pflanze nutzbar sein, ebenso auch Bewegungen, die erst mit dem Tode eintreten oder durch hygroscopische Eigenschaften abgestorbener Pflanzentheile verursacht werden.

Die habituelle Gestaltung der Bewegung, sowie auch die zur Ausführung dienende mechanische Vermittlung kann in verschiedenen Pflanzen bei gleichem Anstoss different und übereinstimmend bei verschiedenen inneren oder äusseren Veranlassungen ausfallen. In der That sind in den verschiedenen Abschnitten dieses Kapitels in einer Ebene sich vollziehende pendelartige und anderweitige Raumcurven beschreibende circumnutirende (revolutive) Bewegungen zu finden, die wiederum entweder durch Wachsthum (Wachsthumsbewegungen oder Nutationsbewegungen)[4]) oder durch rückgängig werdende Dimensionsänderungen (Variationsbewegungen)[5]) vermittelt werden.

In jedem Falle ist Bewegungsfähigkeit eine unerlässliche Bedingung, um autonome oder inducirte Bewegungen zu erzielen, die eben in ausgewachsenen Pflanzentheilen, auch wenn sie angestrebt werden sollten, sehr gewöhnlich der mechanischen Hemmnisse halber nicht zu Stande kommen, während in den bewegungsfähig construirten Gelenken der Leguminosen, nach dem Erlöschen des Wachsthums, Variationsbewegungen fortdauern, deren Ausführung natür-

---

1) Pflanzenphysiol. 1833, Bd. 2, p. 552. 2) Mémoires, Brüssel 1837, p. 225.

3) Vgl. II, p. 121, u. Pfeffer, Period. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 2.

4) Diese von Duhamel (Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 116) und de Candolle (Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 606) angewandte Bezeichnung ist weiterhin auf die durch Wachsthum vermittelten Bewegungen eingeschränkt (Sachs, Lehrbuch, 1873, III. Aufl., p. 757), übrigens von de Candolle, Sachs u. A. für autonome und inducirte Bewegungen verwandt. Indem ich diesem Sprachgebrauch folge, halte ich mich nicht an Frank (Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 51), der unter Nutation nur Receptionsbewegungen versteht und mit Inclination die autonomen Bewegungen bezeichnet.

5) Pfeffer, l. c., p. 1.

lich gleichfalls durch äussere Widerstände verhindert werden kann. Wie bei Mitwirkung äusserer Widerstände, ergibt sich die thatsächlich ausgeführte Bewegung als Resultante auch dann, wenn gleichzeitig verschiedene innere oder äussere Ursachen Bewegungen veranlassen. Indess muss in diesem Falle jedes einzelne Bewegungsstreben nicht die Intensität erreichen, welche ohne Zusammenwirken mit anderen Factoren in dem bezüglichen Pflanzentheil gewonnen worden wäre, denn die auslösende Action und deren Folgen sind von den inneren Dispositionen und Befähigungen des Organismus abhängig, die eben durch innere und äussere Einwirkungen Modificationen unterliegen (vgl. II, § 27 u. 62).

Stets muss die nächste Wirkung des auslösenden Agens (es gilt dieses auch für einen autonomen Anstoss) von den weiteren Folgen wohl unterschieden werden, die endlich in der zur Vermittlung der Bewegung dienenden mechanischen Vorgängen uns entgegentreten. Nur in dieser Hinsicht ist einige Einsicht in manche Bewegungsvorgänge gewonnen, während unbekannt ist, durch welche Mittel die vielleicht complicirte Verkettung mit der auslösenden Action erreicht ist, über deren nächste Wirkung im Organismus wir gleichfalls nichts sicheres wissen. Bedeutungsvoll für die Beurtheilung dieser Verhältnisse sind die Pflanzentheile, in denen die sensiblen Theile räumlich getrennt von der Bewegungszone liegen, und die zur Action führenden Vorgänge in letzterer jedenfalls erst durch eine Uebermittlung des Reizes veranlasst werden. So ist es u. a. bei den nur am Köpfchen empfindlichen Drüsenhaaren des Blattes von Drosera, bei der Wurzel, in der ein gegen die Spitze geübter Contactreiz eine Bewegung veranlasst, die gerade entgegengesetzt der Krümmung ist, welche ein die Bewegungszone selbst treffender Contactreiz hervorruft. Bei solcher räumlichen Trennung des sensiblen Organes besteht also zwischen dem Reiz und der endlich erzielten Action eine ähnliche Verkettung, wie sie die Fortpflanzung und Uebermittlung des Reizes im thierischen Organismus bietet, in den Pflanzen ist aber die Arbeitstheilung nicht so weit vorgeschritten, dass bestimmte, den Nerven vergleichbare differenzirte Organe mit der Reizfortpflanzung betraut sind. Analog wie in diesen Fällen dürften aber auch überall da, wo die Bewegungszone selbst sensibel ist, die nächste Reizwirkung mit den zur Ausführung der Bewegung dienenden mechanischen Mitteln verkettet, diese Vorgänge also nicht directe Erfolge der Einwirkung von Licht, Schwerkraft oder anderen auslösenden Agentien sein.

Ob eine Pflanze auf äussere Eingriffe reagirt, hängt jedenfalls von ihrer spezifischen Sensibilität ab, die auch veranlasst, dass ein Pflanzentheil sich indifferent gegen bestimmte Agentien verhält, die in anderen Pflanzen ansehnliche Bewegungen veranlassen. Die als Erfolg uns entgegentretende Krümmung ist aber auch von der Actionsfähigkeit in der Bewegungszone abhängig, und bei mangelnder Einsicht in die maassgebenden Umstände ist oft schwer zu entscheiden, in welchem Grade die Ausgiebigkeit und die Schnelligkeit des Verlaufs einer Bewegung durch die grössere oder geringere Ausbildung der Sensibilität oder Actionsfähigkeit bestimmt wird. Ja es ist denkbar, jedoch nach den bisherigen Erfahrungen nicht zu entscheiden, dass, trotz der Identität der nächsten Wirkung von Licht, Schwerkraft oder anderer Agentien, dennoch ungleiche Erfolge durch die spezifisch verschiedene Qualität des weiterhin zu Bewegun-

gen angeregten Apparates erzielt werden. Solche Erwägungen dürfen jedenfalls bei der Beurtheilung der factischen Bewegungen nicht ausser Acht gelassen werden.

Durch einen erfolgreichen Reiz wird entweder sogleich die ganze überhaupt mögliche Bewegungsgrösse ausgelöst, oder diese steigt mit Dauer und Intensität der Reizung. Ersteres ist der Fall in den Gelenken von Mimosa pudica, den Staubfäden der Cynareen, den Blättern von Dionaea und anderen Pflanzentheilen, die auf einen Stoss mit sehr schneller Bewegung antworten, während in allen langsamer verlaufenden Bewegungen ein kurz dauernder Reiz eine nur beschränkte Bewegung zu erzielen vermag. Ein einfaches Verhältniss zwischen Reizgrösse und Bewegungsgrösse besteht offenbar nicht, doch scheint letztere mit Steigerung der Intensität des auslösenden Agens langsamer als dieses zuzunehmen. Unter diesen mit der auslösenden Action gesteigerten Bewegungen sind solche verbreitet, deren Richtung durch die Angriffsrichtung von Schwerkraft, Licht, Contact u. s. w. bestimmt wird, während bei Mimosa und den analog sich verhaltenden Pflanzen die Bewegung, gleichviel wie Stoss oder Erschütterung wirken, in einer bestimmten Ebene stattfindet. Uebrigens sind die mit der Reizgrösse steigenden oder nicht steigenden Bewegungen durch Bindeglieder verknüpft, wie bei Besprechung der durch Contact und Stoss ausgelösten Bewegungen gezeigt wird.

Zwischen Reizung und Eintritt merklicher Bewegung verstreicht, wie bei Mimosa, entweder nur ein kurzes oder, in anderen Fällen, ein längeres Intervall, die Zeit der latenten Reizung. Dann dürfte in allen Fällen die Bewegungsschnelligkeit bis zu einem Maximum gesteigert und allmählich wieder verlangsamt werden. Eine solche Curve liefert offenbar auch der sogleich oder bald nach vollendeter Bewegung eintretende Rückgang, der in manchen Fällen, wie bei Mimosa, auch bei Fortdauer des Reizes erfolgt, in andern Fällen erst nach Aufhebung des Reizes beginnt, übrigens zumeist langsamer, bei den schnell vollzogenen Bewegungen erheblich langsamer, als die durch Reiz zunächst erzielte Bewegung, zu verlaufen pflegt.

Eine begonnene Bewegung dauert auch mit Sistirung des veranlassenden Reizes noch eine gewisse Zeit fort, da eben die inducirten Zustände sich nicht sogleich wieder verlieren. Eine solche Nachwirkung, die auch eintreten kann, wenn die Reizung vor Eintritt sichtbarer Bewegung unterbrochen wird, ist allgemein in den schneller und langsamer verlaufenden Bewegungen zu finden. Ausserdem folgen auf eine durch Verdunklung erzielte (nyctitropische) Bewegung (vielleicht in geringerem Grade auch auf andere Bewegungen) Nachwirkungen, in Folge deren, ähnlich wie beim angestossenen Pendel, noch einige Schwingungen, jedoch mit nachlassender Amplitude ausgeführt werden. Bei Gelegenheit der nyctitropischen Bewegungen wird hiervon näher gesprochen und gezeigt werden, wie auf diesem Wege die täglichen periodischen Bewegungen zu Stande kommen. Uebrigens muss auch ohne solche Nachwirkung eine jede Reizbewegung periodisch werden, wenn das veranlassende Agens Auslösungen in einem angemessenen Rhythmus erzielt.

Es ist natürlich eine Frage besonderer Art, wie die Befähigung zu den der Pflanze derzeit zukommenden Bewegungen im Laufe der Zeit erworben wurde,

eine Frage, die Darwin [1]) in seinem jüngsten Werke berührte. Statt mit Darwin die Bewegungen als modificirte autonome Nutationen anzusprechen, kann man ebensowohl auf die ja nothwendig vorausgesetzte Bewegungsfähigkeit zurückgreifen, und unter Ausnutzung dieser sowohl die autonomen als paratonischen Bewegungen entstanden denken, die beide den Zwecken der Pflanze angemessen ausgebildet sind. Wie die autonomen Bewegungen, da wo sie vortheilhaft für die Pflanze sind, wie besonders bei Schlingpflanzen und Rankengewächsen, eine besondere Ausgiebigkeit erreichten, gewähren auch die unter Ausbildung spezifischer Sensibilität gewonnenen Receptionsbewegungen überall Beispiele zweckentsprechender Anpassung, und der Anpassung entsprechend kann bei Vorhandensein ausgezeichneter autonomer Bewegungen die Empfindlichkeit gegen bestimmte äussere Reize durchaus in den Hintergrund treten.

Geht man aber von der gegebenen Bewegungsfähigkeit aus, so sind alle Bewegungen auf eine Quelle zurückgeführt, während Darwin nicht alle Bewegungen als modificirte Circumnutation ansprechen möchte. So u. a. nicht die durch Fleisch erzielte Reizbewegung an Drüsenhaaren des Blattes von Drosera, welche keine merkliche autonome Nutation zeigen, und die durch Stoss auslösbaren Bewegungen von Mimosa pudica und anderen Pflanzen, in denen eine Turgorsenkung die nächste Bewegungsursache ist. Will man übrigens mit Darwin in der Beurtheilung dieser Frage auf die mechanischen Mittel der Ausführung Werth legen, so müssten auch die nyctitropischen Bewegungen separirt werden, welche zu Stande kommen, indem des Abends die Expansionskraft in den antagonistischen Hälften der Bewegungsgelenke gleichsinnig, jedoch relativ ungleich schnell steigt, während in der Ausführung der autonomen Bewegungen die Expansion in der einen Gelenkhälfte abnimmt, in der anderen gleichzeitig zunimmt. Möchte ich auch selbst auf die Bewegungsmechanik in dieser Descendenzfrage keinen besonderen Werth legen, so kann ich doch auch nicht mit Darwin Argumente als entscheidend ansehen, die aus der Gestaltung der Bewegungscurven entnommen sind. Denn diese ist in den oben erwähnten Reizbewegungen der Haare von Drosera mit autonomen Nutationen ebenso übereinstimmend, wie in vielen Objecten, deren Receptionsbewegungen von Darwin als modificirte Circumnutation angesprochen werden.

Die nächste mechanische Ursache der Bewegungen beruht allgemein in relativ ungleichem Verlängerungsstreben antagonistischer Elemente. Wie hierdurch Krümmungen in einer Ebene zu Stande kommen oder, falls die relativ ungleiche Verlängerung die Längsachse umwandert, die Spitze des Pflanzentheils im Kreise herumgeführt wird (Circumnutation), ist ohne weiteres verständlich. Ebenso brauchen die allgemeinen mechanischen Bedingungen für Drehungen, die übrigens bei Nägeli und Schwendener [2]) behandelt sind, nicht erörtert zu werden. Beiläufig sei auch nur bemerkt, dass Torsion und Winden kaum streng auseinanderzuhalten sind, jedoch im Allgemeinen Drehungen um eine annähernd centrale Achse Torsionen, um eine excentrische Achse, also auch jedes Umschlingen einer Stütze, Winden genannt werden.

In ausgewachsenen Organen erlischt die Bewegungsfähigkeit, auch wenn

---

1) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 489.
2) Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 416.

noch wachsthumsfähige Zellen vorhanden sind, sobald nur wenig dehnbare Gewebe oder Zellwandungen zu grossen mechanischen Widerstand leisten, die Bewegungsfähigkeit in den Gelenken aber bleibt erhalten, weil die kaum dehnbaren, verholzten Gefässbündel in die Mitte gerückt sind und die Wandungen des umgebenden Parenchyms genügende elastische Dehnbarkeit besitzen (vgl. Kap. II u. III). Der Gefässbündelcylinder, welcher, wie Fig. 19 zeigt, die Achse der Gelenke durchzieht, ist äusserst wenig dehnbar und bildet die sich nicht verlängernde neutrale Achse, wenn durch Herstellung eines relativ ungleichen Expansionsstrebens in dem umgebenden, positiv gespannten Gewebe (vgl. Fig. 2, Bd. 2, p. 29) eine Krümmung herbeigeführt wird. In diesen Variationsbewegungen wird also immer die eine Flanke erheblich und öfters unter ansehnlicher Compression der Zellen verkürzt. In den Nutationsbewegungen verlängert sich dagegen die der neutralen Achse entsprechende Fläche, und von diesem Zuwachs, der Grösse der Einkrümmung u. s. w. hängt es ab, ob die concav werdende Flanke eine Verkürzung oder Verlängerung erfährt oder ihre Länge unverändert bewahrt[1]. In dieser Hinsicht spielen mechanische Widerstände der Gefässbündel oder anderer Elemente eine Rolle, wie sogleich einleuchtet, wenn man beachtet, dass in jugendlichen Gelenken der Gefässbündelcylinder auch einen gewissen Zuwachs während einer Krümmungsbewegung erfährt.

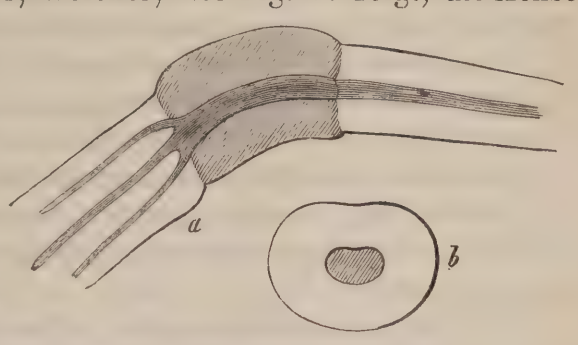


Fig. 19. Längsschnitt (a) und Querschnitt (b) des Blattgelenks von Phaseolus vulgaris.

Durch die mit der Krümmung verbundene Verlängerung, resp. Verkürzung der antagonistischen Gewebe wird also nur ungleiche Relation des Expansions-, resp. Wachsthumsbestrebens, jedoch nicht angezeigt, ob die bezüglichen Veränderungen die antagonistischen Gewebe gleichsinnig oder ungleichsinnig treffen. In der That kommen nach den Erfahrungen über Variationsbewegungen in den Gelenken ungleiche Combinationen in verschiedenen Bewegungsvorgängen in Betracht. Während in den durch Stoss erzielten Reizbewegungen von Mimosa pudica und anderen Pflanzen nur eine Gelenkhälfte erschlafft, die andere Gelenkhälfte aber nicht afficirt wird, nimmt in den nyctitropischen Bewegungen, auch bei Mimosa, die Expansionskraft gleichsinnig, jedoch ungleich schnell ab, resp. zu, in den autonomen Bewegungen dagegen, sowie in den geotropischen und heliotropischen Bewegungen, wird immer die Expansionskraft der einen Gelenkhälfte vermindert, während die der andern gesteigert wird[2]. Voraussichtlich kommen analoge Combinationen in den Wachsthumsbewegungen vor, in denen diese Fragen, wie aus den entsprechenden Paragra-

1) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 17.

2) De Vries (Sur les mouvements auxotoniques des organs végétaux, 1880, Separatabz. aus Archives Néerlandaises, Bd. 15) nennt die durch Turgorsteigerung erzielten Bewegungen auxotonische, die durch Turgorsenkung erzielten allasotonisch. Die oben erwähnten Combinationen, in denen Turgorschwankung die Ursache der Bewegung ist, lehren, dass die verschiedenen Modalitäten mit diesen Bezeichnungen nicht ausreichend präcisirt sind. Ausserdem gibt es auch nicht durch Turgorschwankung herbeigeführte Bewegungen.

phen zu ersehen ist, nur theilweise erledigt sind. Natürlich werden in Wachsthums- und Nutationsbewegungen auch die an sich nicht activen Gewebe gekrümmt. Wie in den Krümmungsbewegungen werden die unter geeigneten mechanischen Bedingungen zu Torsion führenden ungleichen Verlängerungsbestrebungen gewiss nicht immer durch dieselbe Combination erzeugt, und hinsichtlich der Gelenke ist dieses aus den in autonomen, resp. nyctitropischen Bewegungen zu Stande kommenden Torsionen zu entnehmen.

Für einzellige oder aus aneinander gereihten Zellen aufgebaute Objecte sind bis dahin nur Wachsthumsbewegungen bekannt, die hier natürlich durch den Antagonismus von Zellwandstücken zu Stande kommen. In diesem Falle besteht also ein actives Krümmungsstreben in der einzelnen Zelle, das nicht gerade nöthig ist, um Bewegungen in Gewebecomplexen zu erzielen, die schon eintreten, wenn antagonistische Gewebe sich nur in ungleichem Maasse zu verlängern suchen.

Die Expansionsänderungen in Variationsbewegungen dürften wohl immer auf entsprechender Abnahme, resp. Zunahme der Turgorkraft beruhen, welche demgemäss auf die ihre elastischen Eigenschaften unverändert bewahrenden Wandungen in ungleichem Grade dehnend wirkt. Auf diesem Antagonismus beruht auch die schnell verlaufende Reizverkürzung der Staubfäden von Cynareen, welche bei der grossen elastischen Dehnbarkeit der Zellwandungen sehr ansehnlich ausfällt. Uebrigens basirt in gleicher Weise auf der in Folge eines Stosses plötzlich erfolgenden Herabsetzung des Turgors die Reizkrümmung in den Gelenken von Mimosa pudica.

In den Nutationsbewegungen ist, wie in jedem Längenwachsthum, der Turgor immer ein mitwirkender Factor, und in vielen Fällen ist nachweislich eine Turgoränderung in den antagonistischen Geweben die Ursache der Bewegung, doch können auch andere in dem Wachsthum mitspielende Factoren mitwirken oder entscheidend eingreifen. Letzteres ist einleuchtend für einzellige Objecte, die so beschaffen sind, dass veränderter hydrostatischer Druck keine Krümmung erzielt. In jenen wird voraussichtlich eine ungleiche Ernährung (ungleiches Wachsthum) der antagonistischen Zellwandflächen die Ursache der Krümmung werden, denn mindestens unwahrscheinlich ist es, dass ein relativ stärkeres Expansionsstreben in dem Wandprotoplasma eine ansehnlichere Dehnung der einen Wandhälfte und damit deren stärkeres Wachsthum bewirkt[1]. Solche anderweitige, das Wachsthum der Zellwand beeinflussende Factoren spielen sicherlich in manchen Krümmungsbewegungen eine Rolle dann mit, während Turgordifferenz eine Bewegungsursache ist. Für die Ausgiebigkeit der Krümmung ist die Einlagerung von Wachsthumsmaterial, also auch die Zufuhr dieses immer bedeutungsvoll, da elastische und plastische Dehnbarkeit der Wandungen zur Erzielung der unter den normalen Verhältnissen möglichen Bewegungsgrösse nicht ausreichen.

Die nächsten Ursachen der Turgorschwankung sind noch nicht näher aufgedeckt, dürften aber kaum immer dieselben, übrigens wie schon früher bemerkt, nur indirecte Folgen der auslösenden Wirkung von Licht, Schwerkraft und anderen Agentien sein. In den Reizbewegungen von Mimosa pudica, der

---

1) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 209.

Staubfäden der Cynareen u. a. dreht es sich um plötzliche und wieder rückgängig zu machende Aenderungen, und sofern hier eine Modification des osmotisch wirksamen Materials die Ursache der Turgorsenkung ist, muss es sich um Formirung von Stoffen geringerer osmotischer Leistung durch irgend einen Associations- oder Dissociationsvorgang handeln. Rückgängig werdende Vorgänge erzielen auch in den geotropischen und heliotropischen Wirkungen die bezügliche Variation der nachweislich osmotischen Leistung in den Gelenken von Leguminosen, und in diesen Fällen wenigstens kann die Ursache nicht in Neuschaffung von organischen Säuren liegen, welche de Vries als Veranlassung der Turgorsteigerung in verschiedenen Reizbewegungen ansieht. Immerhin mag diese Ursache in anderen Fällen vorliegen, und Salze organischer Säuren mögen vielleicht auch in den Umlagerungen betheiligt sein, die zur vorübergehenden Bildung des osmotisch in geringerem oder höherem Grade wirksamen Materiales führen, entscheidende Erfahrungen aber liegen in dieser Hinsicht nicht vor (vgl. II, § 54, 67). Die Neuschaffung, resp. Herbeischaffung von Material wird übrigens jedenfalls da von Bedeutung sein, wo durch mit dem Wachsthum verbundene Volumzunahme die Verdünnung in den Zellen zunimmt, und hier mögen wohl in den Eigenschaften der Zellen die Mittel zu einer gewissen Selbstregulation begründet sein, durch welche der Turgor, wenn nöthig, auf entsprechender Höhe gehalten wird.

In den Bewegungsvorgängen wird es sich im Allgemeinen um Umlagerung von Wasser in den Geweben handeln, da solches von den sich vergrössernden Zellen aufgenommen, übrigens aus den Zellen der concav werdenden Seite zuweilen, jedoch nicht immer, in erheblicher Menge ausgepresst wird. In allen Fällen hat die Schnelligkeit, mit der Wasser aus Zellen auszutreten vermag, resp. diese ihr Wasserbedürfniss befriedigen können, einen Einfluss auf die zeitliche Abwicklung und die Ausgiebigkeit der Bewegungen. Dieserhalb ist auch verständlich, warum reichliche Wasserzufuhr, z. B. Injection, die Reizbewegungen der Ranken beschleunigt, doch kann es auch nicht Wunder nehmen, wenn die Reizbarkeit in den Gelenken von Mimosa pudica mit der Injection erlischt, da mit der Verdrängung der Intercellularluft zugleich andere Bedingungen verändert werden (vgl. II, § 49 u. 59). Ohne anderweitige Wasserzufuhr werden die osmotisch wirksameren Zellen den weniger wirksamen so lange Wasser entreissen, bis ein den Verhältnissen entsprechender Gleichgewichtszustand erzielt ist (vgl. auch II, p. 34).

Durch plasmolytische Versuche wird allerdings dargethan, in wie weit durch Turgor Wandungen elastisch gedehnt waren, doch nicht näher präcisirt, ob die durch Veränderung des Turgors erzielte Bewegung in einer modificirten osmotischen Leistung oder etwa in Imbibitions- und Gestaltungskräften des Protoplasmakörpers beruht. Denn auch jeder anderweitig in diesem erzielte Druck gegen die Zellwand wird aufgehoben, wenn der Protoplasmakörper durch Einwirkung von Salzlösungen zum Zurückweichen von der Zellwand gebracht wird (vgl. I, § 11). In allen plasmolytischen Versuchen, die auf eine vergleichende Bestimmung der zur Contraction nöthigen Concentration der Salzlösung hinauslaufen, ist übrigens zu beachten, dass auf diesem Wege kein entscheidendes Resultat erhalten wird, wenn der Reizzustand nur vorübergehend eintritt und nicht fixirbar ist. Es ist dieses in den reizbaren Zellen des Gelenkes von Mimosa pudica der Fall, die immer auf den höchsten Turgescenzzustand zurückkehren und auf diesem sich erhalten, wenn die Reizbarkeit sistirt ist (vgl. II, § 57).

Eine Methode, die übrigens nur in den ohne Wachsthum sich bewegenden Gelenken

Aufschluss über die zur Bewegung führenden Expansionsänderungen geben kann, ist die in diesem Sinne zuerst von Brücke[1]) mit Erfolg auf Mimosa pudica angewandte Bestimmung der Biegungsfestigkeit. Diese muss ja nothwendig sinken, resp. steigen, wenn in nur einer Gelenkhälfte die Expansionskraft fällt, resp. zunimmt, während Constanz der Biegungsfestigkeit zeigt, dass die Bewegung durch gerade entgegengesetzte Expansionsänderungen in den antagonistischen Geweben zu Stande kam. Die Bestimmung dieser Biegungsfestigkeit geschieht einfach, indem die Winkeldifferenz ermittelt wird, welche sich ergibt, wenn ein Pflanzentheil in horizontaler Lage gehalten und dann 180° um die eigene Achse gedreht und wieder horizontal gestellt wird. Diese Winkeldifferenz wird an einem Gradbogen abgelesen, der mit seinem Mittelpunct auf das Gelenk eingestellt ist. Der aus der Krümmung nicht zu langer Gelenke entspringende Fehler wird zumeist practisch vernachlässigt werden können, ist indess durch Anfertigung entsprechender Gradbogentheilung zu vermeiden.

Durch Ermittlung der zum Aufhalten einer Bewegung gerade nöthigen Kraft kann, unter Berücksichtigung der obwaltenden Verhältnisse, die Intensität, mit der eine Bewegung angestrebt wird, bestimmt werden. Ein zu diesem Zwecke von mir verwandter Apparat ist in meinen »Periodischen Bewegungen« (1875, p. 9 u. 97) beschrieben.

Abschnitt II. Autonome Bewegungen.

Periodische Bewegungen.

§ 42. Der ganze Verlauf des Wachsthums stellt eine autonome Bewegung vor, doch fassen wir hier nur diejenigen autonomen Bewegungen ins Auge, welche die Spitze eines Organes von der geradlinigen Bahn ablenken und bewirken, dass dieselbe irgend eine gekrümmte Curve im Raum beschreibt. Diese Nutationen bestehen nun entweder in sich wiederholenden, hin- und hergehenden Bewegungen, und können dann als periodische oder oscillirende Nutationen von den einmaligen oder ephemeren[2]) Nutationen unterschieden werden, deren Aufgabe im Allgemeinen darauf hinausläuft, Pflanzenglieder in eine bestimmte Stellung zu bringen. Die Entfaltung der Blüthen, die Ueberführung eines Blattes aus der Knospenlage in seine endliche Stellung, sind Beispiele solcher ephemerer Nutationen, die übrigens keineswegs von den periodischen Nutationen scharf zu trennen sind. Wenn z. B. gewisse Staubgefässe während ihres Entwicklungsganges denselben Weg zweimal durchlaufen, so ist damit schon ein Bindeglied zwischen einmaligen und den sich öfters wiederholenden, doch mit Erlöschen des Wachsthums stillstehenden Bewegungen gekennzeichnet. Ferner scheinen kleinere periodische Nutationen bei keiner einmaligen Bewegung zu fehlen, so dass also die Lagenänderung eines aus der Knospe austretenden Blattes auch aufgefasst werden kann als ein Erfolg der oscillirenden Bewegung. Denn wenn die Ausschläge dieser Oscillationen relativ ansehnlicher nach einer Seite hin ausfallen, so muss natürlich die end-

---

1) Müller's Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1848, p. 452. Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 89.

2) Diese Bezeichnung ist von de Candolle eingeführt, der zwischen nur einmal sich öffnenden, den ephemeren Blüthen, und den sich wiederholt öffnenden, den Aequinoctialblumen, unterschied, wird übrigens hier in einem weiteren Sinne als von ihrem Autor benutzt. De Candolle, Mémoires d. savans étrangers d. l'institut de France 1806, Bd. 1, p. 338.

liche Gleichgewichtslage in diesem Sinne während des Wachsthums verschoben werden.

Wie die Wachsthumsschnelligkeit mehr oder weniger auffallende Hebungen und Senkungen bietet (vgl. II, § 18), schwankt auch die Zuwachsbewegung in den antagonistischen Geweben, denn die Krümmung der Pflanzentheile kommt eben durch das einseitig geförderte Wachsthum an Stengeln, Blättern, Wurzeln u. s. w. zu Stande. Ebenso dauern autonome Nutationen fort in den ausgewachsenen Bewegungsgelenken der Blätter von Leguminosen, Oxalideen u. s. w., in denen die Bewegung durch einen Wechsel der relativen Expansionskraft in den antagonistischen Geweben erzielt wird. Voraussichtlich würde auch in anderen ausgewachsenen Geweben ein Auf- und Abwallen der Expansionskraft häufiger durch Bewegungen kenntlich werden, wenn nicht die zu geringe elastische Dehnbarkeit der Zellwände und der anatomische Aufbau der Pflanzenglieder überhaupt ein Hemmniss für einen bemerklichen Erfolg der in der Zelle angestrebten Variation der Expansionskraft bildete [1]). Wie dem nun auch sei, jedenfalls spricht sich in den thatsächlichen Erfahrungen über Zuwachsbewegung und Nutationen eine innere Neigung der Pflanzenzelle aus, die nach aussen wirksame Expansionskraft aus inneren Ursachen variiren zu lassen, denn die autonomen Wachsthumsoscillationen dürfen wir jedenfalls wesentlich als Erfolg der in der Zelle variablen Ausdehnungskraft ansprechen. Diese autonome Expansionskraft schwankt natürlich in verschiedenen Pflanzen und Pflanzengliedern, ebenso in verschiedenen Entwicklungsstadien in ungleichem Grade. Im Allgemeinen ist dieses aus den spezifisch ungleichen Oscillationen der Zuwachsbewegungen und der Nutationen zu entnehmen, die freilich kein sicheres Maass für die Grösse des Expansionswechsels abgeben können, da ja z. B., wenn letzterer allseitig gleichmässig eintritt, eine seitliche Bewegung der bezüglichen Pflanzenglieder ganz unterbleiben kann, und bei zu geringer Dehnbarkeit der Zellwandung eine merkliche Verlängerung nicht zu Stande kommt. Nach diesen Erwägungen müssen also in den ausgewachsenen und bewegungslos gewordenen Pflanzentheilen die autonomen Oscillationen der Expansionskraft keineswegs immer stark reducirt sein, und dass diese Oscillationen auch ohne Wachsen fortbestehen können, lehren die bei manchen Pflanzen so überaus ansehnlichen autonomen Variationsbewegungen.

Autonome Nutationen fehlen, wie schon angedeutet, vielleicht keinem wachsenden Pflanzentheil gänzlich, und scheinen ebenso keinem noch thätigen Bewegungsgelenk abzugehen. Freilich bestehen hinsichtlich der Ausbildung dieser Nutationsbewegungen weitgehende Unterschiede. Während dieselben bei manchen Pflanzen sehr auffallend sind, treten sie bei anderen so weit zurück, dass sie nur mit Hülfe sorgfältiger Messungen nachgewiesen werden können. Ferner variirt die Schnelligkeit der Bewegungen innerhalb ziemlich weiter Grenzen, und auch der ganze Verlauf der Bewegung bietet graduelle Unterschiede.

Während der Nutationen geht die Spitze des sich bewegenden Organes entweder pendelartig hin und her oder beschreibt mehr oder weniger elliptische oder kreisförmige Figuren. In diesem Falle wird die Bewegung rotirende

1) Vgl. hinsichtlich der Gewebespannung II, § 11 u. § 30.

oder revolutive[1]) Nutation oder Circumnutation[2]), im ersten Falle pendelartige Nutation oder schlechthin Nutation genannt. Die Spitze der durch Wachsthum sich verlängernden Pflanzentheile wird natürlich, eben weil sie fortrückt, bei Circumnutation eine Schraubenlinie, bei pendelartiger Nutation eine Zickzacklinie beschreiben.

Uebrigens zeichnet die Spitze durch Wachsthum oder durch Variation bewegter Pflanzentheile durchgehends keine einfachen geometrischen Figuren, vielmehr zumeist sehr unregelmässige und in aufeinander folgenden Bewegungen nicht genau übereinstimmende Linien. So kann auch derselbe Pflanzentheil zeitweise rotirende, zeitweise pendelartige Nutation ausführen, und obige Unterscheidung kann deshalb nur dazu dienen, die Extreme der Bewegungsformen zu kennzeichnen. Selbst die eleganteste Circumnutation liefert wohl nie genau kreisförmige oder elliptische Curven, und häufig sind auch die langen Achsen der hintereinander beschriebenen Curven nach verschiedenen Richtungen der Windrose orientirt, zudem ist die durchlaufene Bahn häufig eine vielfach hin und her gebogene Linie. Dieses gilt auch hinsichtlich der pendelartigen Nutation, die der Regel nach eine vollkommen gerade Linie nicht liefert. Die Fig. 20 u. 21, welche nach Darwin die auf die Papierebene projicirte Nutationsbewegung eines Cotyledons von Lagenaria vulgaris und Zea mais wiedergeben, zeigen zur Genüge, in wie hohem Grade die Bewegung unregelmässige Curven beschreibt.

Fig. 20. Circumnutation eines $1\frac{1}{2}$ Zoll langen Cotyledons von Lagenaria vulgaris. Die Spitze desselben stand $4\frac{3}{4}$ Zoll von der senkrechten Glasplatte ab, auf welche seine Bewegungen von 7 Uhr 35 Min. Vorm. am 11. Juli, bis 9 Uhr 5 Min. Vorm. am 14. Juli aufgezeichnet wurden. Die Figur gibt die auf $\frac{1}{3}$ reducirte Curve. (Nach Darwin.)

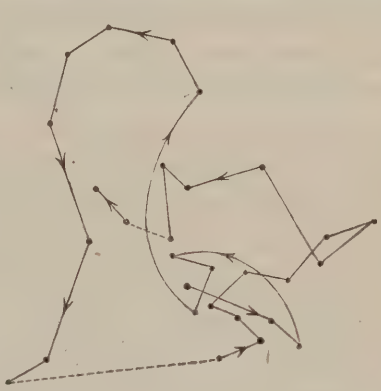


Fig. 21. Zea mais. Cicumnutation des Cotyledons, an einer horizontalen Glasplatte von 8 Uhr 30 Min. Vorm. am 4. Febr., bis 8 Uhr Nachm. am 6. Febr. gezeichnet. Die Bewegung ist ungefähr 25mal vergrössert. (Nach Darwin.)

Aus diesen Curven ist auch zu ersehen, wie die Spitze des nutirenden Organs nicht immer gleichmässig nach einer Richtung vorrückt, sondern gelegentlich sogar kleine rückgängige Bewegungen ausführt und so auch Schlingen in der Curve erzeugt. Auch bei der sehr ausgebildeten Circumnutation von Ran-

1) Dutrochet, Annal. d. scienc. natur. 1844, III sér., Bd. 2, p. 157; Sachs, Lehrbuch, 1873, III. Aufl., p. 758.

2) Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 1. — Ich kann hier die deutsche Uebersetzung von Darwin's Werk citiren, da mir durch die Güte der Schweizerbart'schen Verlagsbuchhandlung die Correcturbogen dieses Werkes zur Verfügung standen, welches erst nach Abschluss dieses Manuscriptes complet im Buchhandel erschien.

ken- und Schlingpflanzen kommen ähnliche Unregelmässigkeiten vor, und gelegentlich wurde auch beobachtet, dass die Nutation in die entgegengesetzte Richtung umsetzte. Ferner wechselt die Bewegungsschnelligkeit sowohl bei Circumnutation als pendelartiger Nutation; bei letzterer nimmt übrigens die Schnelligkeit im Allgemeinen, analog wie an einem Pendel, gegen die Enden der Schwingungsbahn hin ab. Bei genügender Vergrösserung betrachtet, rückt die Spitze öfters ruckweise vorwärts und zwar so, dass die ganze Bewegung aus vorwärts und rückwärts gehenden Sprüngen sich zusammensetzt, die in kurzen, aber unregelmässigen Intervallen folgen und mit Ruhepausen wechseln. Eine derartige Bewegung fand Darwin[1]) sehr ausgeprägt u. a. an den Cotyledonen von Brassica oleracea, den Blattlappen von Dionaea muscipula und an den Seitenblättchen von Desmodium gyrans, vermisste sie indess an den Blättern von Drosera rotundifolia.

Die pendelartige Nutation entsteht, indem in der Bewegungszone abwechselnd die rechte und linke Kante relativ länger wird, was in Gelenken durch entsprechende Expansionsänderung, bei Wachsthumsbewegungen durch entsprechendes Wachsthum erzielt wird. Umläuft aber diese relativ ungleiche Verlängerung die Bewegungszone, so dass nacheinander die nach Nord, Ost, Süd, West schauenden Kanten und jede zwischenliegende Kante durch Variation oder Wachsthum die relativ längste wird, so kommt die Circumnutation zu Wege. Um diese zu veranschaulichen, kann man einen steifen Kautschukschlauch an einem Ende festklemmen und nun die freie Spitze in Kreisen oder in Ellipsen herumführen. Wie beim Ausbiegen nach Nord, Ost, Süd und West jedesmal eine andere Linie die Convexität des gekrümmten Schlauches einnimmt, so wechselt auch bei der Circumnutation dauernd die Rückenlinie und natürlich auch die vorausgehende Kante, so dass während eines vollen Umlaufs alle auf den Schlauch gezogenen Längslinien einmal die vorausgehende Kante occupiren. Eine bestimmte Linie rotirt also um den Schlauch, und diese Rotation des Schlauches ist, und zwar in einer der Circumnutation entgegengesetzten Richtung, durchaus nothwendig, um eine Torsion zu vermeiden. Man braucht auch nur zu versuchen, die Spitze des an seiner Basis fixirten Schlauches so herumzuführen, dass immer dieselbe Kante vorausgeht, um die Entstehung dieser Torsion zu constatiren.

Analog wie der Kautschukschlauch, dessen Spitze man kreisförmige, elliptische u. s. w. Linien beschreiben macht, circumnutiren nun auch die Pflanzenglieder. Denn wenn an den überhängenden Sprossgipfel des Hopfens, der Bohne, an eine Ranke u. s. w. eine Längslinie mit Tusche gezogen ist, so trifft man diese während eines Umlaufs abwechselnd an der vorwärts, abwärts, rückwärts und aufwärts gewandten Kante, sieht sie also um die Achse des bezüglichen Pflanzentheils rotiren[2]). Als naturgemässe Folge dieser Circumnutation

---

1) L. c., p. 16, 205, 345, 470. An Desmodium gyrans bemerkte diese Bewegung auch Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 332. Vgl. auch de Candolle, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 654.

2) Ch. Darwin, Die Bewegungen u. Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876, p. 8; de Vries, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 338. — Die citirte Arbeit Darwin's erschien zuerst in Journal of the Linnean Society 1865, Bd. 9 (Referat in Flora 1866, p. 241) und wurde später, vielfach vermehrt, als besonderes Werk veröffentlicht.

bleibt z. B. an den elliptische Bahnen durchlaufenden Seitenblättchen von Desmodium gyrans dauernd die Blattoberseite dem Beobachter zugewandt. Auch dieses lässt sich leicht mit Hülfe eines Kautschukschlauches klar machen, den man vertical vor sich aufstellt und mit nicht zu grossem Elongationswinkel circumnutiren macht. Ein in den Kautschukcylinder eingeklemmter Cartonstreif kehrt dann dem Beobachter dauernd dieselbe Seite zu.

Die Circumnutation erzeugt also keine Torsionen, noch wird sie durch Torsionen hervorgebracht, die freilich, wo sie thätig sind, die Spitze entsprechend herumführen müssen. Bei Schlingpflanzen werden wir noch kennen lernen, dass Torsionen in etwas älteren Stengeltheilen die circumnutirende Bewegung beschleunigen oder verlangsamen (II, § 47). Auch in anderen Fällen kommen gleichzeitig mit der Circumnutation Torsionen in wachsenden Pflanzentheilen zu Stande. Ferner machen sich auch Torsionen in Gelenken durch die Drehung der Blättchen von Phyllanthus u. a. Pflanzen bemerklich [1]).

Die wachsenden Zonen sind bei der Wachsthumsnutation nicht in gleichem Grade betheiligt, wie unmittelbar die ungleichförmige Krümmung der bezüglichen Pflanzenorgane anzeigt. Durch solche ungleichartige Betheiligung nehmen u. a. manche freilich nur einmal nutirenden Keimpflanzen eine **S**-förmige Gestalt an (II, § 43), die sich auch an dem überhängenden Gipfeltheil von Schlingpflanzen, Ranken und überhaupt verschiedenen ansehnlich circumnutirenden Pflanzentheilen findet. Es muss ja immer eine solche Gestaltung herauskommen, wenn die Steigerung des Längenwachsthums, durch welche die rotirende Nutation zu Stande kommt, nicht in allen Internodien gleich schnell und gleichartig den Stengel umkreist. Die hakenförmige Beugung, welche die Stammspitze nutirender Schlingpflanzen häufig bietet, und die bald nach dieser, bald nach jener Richtung gewandt ist, kommt nach de Vries [2]) dadurch zu Wege, dass in diesem Spitzentheil das geförderte Wachsthum sich langsamer um den Stamm bewegt, als in den etwas weiter rückwärts liegenden Zonen.

Die von der Spitze eines Pflanzenorgans beschriebene Bahn ist natürlich die Resultante aus den Bewegungen in allen activen Zonen, und hierbei können in ihren Bewegungen wesentlich differirende Partien zusammenwirken. Es ist dieses namentlich dann der Fall, wenn z. B. nutirende Ranken oder Blätter an gleichfalls noch nutirenden Stengeltheilen stehen, gilt übrigens auch für den oben erwähnten Fall, dass **S**-förmige Beugungen das in verschiedenen Zonen einer Sprossspitze ungleiche Nutationsbestreben anzeigen.

Die Nutationsbewegungen der Glieder einer Pflanze erweisen sich als von einander unabhängig, und selbst die gleichnamigen Organe befinden sich an derselben Pflanze gleichzeitig in verschiedenen Bewegungsphasen, weichen ausserdem in zeitlichem und räumlichem Verlauf der Bewegungen von einander ab. So vollführt nicht selten eines der gedreiten Blättchen von Oxalis acetosella aufsteigende, ein anderes absteigende Bewegung [3]), und analoge Differenzen bieten auch die schnell beweglichen Seitenblättchen von Desmodium

---

1) Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1851, p. 345. Vgl. auch Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 159.

2) L. c., p. 338. Vgl. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 10.

3) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 155.

gyrans[1]. Aehnliche Unterschiede ergeben sich beim Vergleich der durch Wachsthum nutirenden Blätter und Stengel anderer Pflanzen, und an einem Exemplar von Echinocystis lobata sah u. a. Darwin[2] 2 Ranken in gerade entgegengesetzter Richtung circumnutiren.

Die Fortdauer der Bewegungen bei vollkommener Constanz äusserer Bedingungen lehren, dass diese Nutationen im Entwicklungsgang der Pflanze begründet und von äusseren Verhältnissen unabhängig sind. Letztere würden ja auch, wenn sie die Ursache wären, einen übereinstimmenden Bewegungsgang verursachen, was aber, wie oben mitgetheilt, thatsächlich nicht zutrifft. Werden durch äussere Ursachen anderweitige Bewegungen hervorgerufen, so entspricht natürlich die thatsächlich vollzogene Bewegung der Resultante aus den inducirten und den autonomen Bewegungen. So ist es auch hinsichtlich der täglichen Bewegungen, die, wie auch ihre Nachwirkungen, bei constanter Beleuchtung verschwinden, während die autonomen Bewegungen nach wie vor sich fortsetzen[3].

Historisches. Schon seit langer Zeit sind einzelne autonome Bewegungsvorgänge bekannt. So zogen schon im vorigen Jahrhundert die Bewegungen der Seitenblättchen von Hedysarum die Aufmerksamkeit auf sich, und Hales erwähnte bereits einzelne Nutationen, die wir zu den ephemeren zu stellen haben[4]. Weiter wurde die Circumnutation an Schlingpflanzen durch Palm[5] und Mohl[6] bekannt und durch Letzteren, wie durch Dutrochet erkannt, dass eine solche Bewegung auch manchen nicht windenden Pflanzen zukommt, ebenso constatirte Dutrochet[7] die rotirende Nutation der Ranken. Mohl sah indess irrigerweise, wie in II, § 48 noch mitzutheilen ist, die Circumnutation als eine Folge der Torsion im Stengel an, während Palm jene als eine von der Torsion unabhängige Bewegung richtig erkannte. In der Folge wurden dann mehr und mehr Beispiele von periodischer und ephemerer Nutation bekannt[8] und Darwin[9] zeigte durch ausgedehnte Beobachtungen, dass wohl alle wachsenden Pflanzentheile periodische Nutationen ausführen, die indess bei manchen Pflanzen, der geringen Amplitude der Bewegung halber, erst bei Anwendung von Vergrösserungen deutlich hervortreten.

Die Nutationen der Blättchen von Hedysarum gyrans, sowie der Schlingpflanzen und Ranken mögen wohl immer als im Entwicklungsgang der Pflanze begründete Bewegungen angesehen worden sein, doch sind autonome und inducirte Bewegungen in früherer Zeit gewöhnlich nicht scharf getrennt gehalten worden. Jedenfalls hat aber Dutrochet[10] die Bewegungen der Blättchen von Hedysarum und auch manche andere Nutationen als von äusseren Verhältnissen unabhängige Bewegungen angesprochen, wie denn überhaupt dieser Forscher die Bedeutung äusserer Einflüsse für Wachsthums- und Bewegungsvorgänge im Allgemeinen richtig auffasste[11]. Ferner wurden auch von Sachs[12] autonome und inducirte Bewegungen scharf getrennt gehalten. Nach Klarstellung der principiellen Fragen wird natürlich in einzelnen Fällen immer nur die empirische Forschung entscheiden können, ob eine autonome Bewegung oder eine Receptionsbewegung vorliegt.

---

1) Schon bemerkt von Broussonet, Mémoires d. l'Acad. royale de France 1784, p. 616. — Fernere Beispiele bei Darwin, Das Bewegungsvermögen 1881, p. 91.

2) Kletternde Pflanzen 1876, p. 99. Vgl. ferner ebenda, p. 70, 72 u. a.

3) Pfeffer, l. c., p. 35.

4) Vgl. Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 553.

5) Ueber das Winden d. Pflanzen 1827, p. 16.

6) Ueber d. Bau u. d. Winden d. Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 105 u. 112.

7) Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 12, p. 156.

8) Vgl. die in diesem und in den folgenden Abschnitten citirte Literatur.

9) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen, 1881.

10) Mémoires, Brüssel 1837, p. 284; Annal. d. scienc. natur. 1843, II sér., Bd. 20, p. 306.

11) Vgl. II, p. 121. 12) Flora 1863, p. 449.

Methodisches. Die ansehnlichen Nutationen von Schlingpflanzen, Ranken u. s. w. erkennt man ohne weiteres aus den Lagenänderungen der bezüglichen Pflanzentheile. Um die Bahn im Näheren zu verfolgen, kann man mit Ch. Darwin[1]) eine halbkugelige Glasschale oder auch eine Glasplatte der Spitze des zu beobachtenden Pflanzentheils gegenüber postiren und die jeweilige Lage der Spitze durch Puncte auf dem Glase markiren. Dem schliessen sich auch die eine Vergrösserung der Bewegung bezweckenden Beobachtungen Darwin's[2]) an. Es wurde in diesen mittelst dickflüssiger alkoholischer Schellacklösung ein sehr dünner Glasfaden von $^3/_4$ bis 1 Zoll Länge an die Spitzentheile der zu beobachtenden Objecte befestigt und die Spitze des Fadens durch ein wenig schwarzes Siegellack markirt. Ferner wurde durch ein in die Erde gestecktes Stäbchen unverrückbar ein Cartonstreifen fixirt, auf welchem sich ein schwarzer Punct befand, der, je nach Bedürfniss, neben oder unter das Siegellacktröpfchen eingestellt wurde. Die Verbindungslinie zwischen der Spitze des Glasfadens und dem schwarzen Punct wurde dann genau visirt und der Punct markirt, an welchem sie eine horizontal oder vertical näher oder ferner von der Pflanze aufgestellte Glasplatte durchschnitt. Auf solche Weise sind auch die in Fig. 20 u. 21 eingezeichneten Puncte gewonnen, welche somit die Bewegung, je nach dem Neigungswinkel der Visirlinie, in ungleichem Grade vergrössert angeben. Auch hat Darwin in anderen Fällen an die beiden Enden des Glasfadens zwei sehr kleine Papierdreiecke befestigt und deren Verbindungslinie als Visirlinie benutzt. Sehr geringe Nutationsbewegung wird man vortheilhaft durch mikroskopische Beobachtung der Spitze eines Pflanzentheiles oder eines an diesen angeklebten Fadens verfolgen. Der nähere Verlauf lässt sich mit Hülfe eines in quadratische Felder getheilten Ocularmikrometers oder durch Aufzeichnen mit Hülfe eines Zeichenapparates markiren. Freilich bedarf es immer Sorgfalt, um durch äussere Einflüsse veranlasste Bewegungen auszuschliessen.

Verbreitung. Darwin konnte an allen wachsenden Organen phanerogamer Pflanzen, an Stengeln, Wurzeln, Blättern u. s. w., periodische Nutation nachweisen. Voraussichtlich sind dieselben ebenso in gradueller Abstufung bei kryptogamischen Gewächsen verbreitet, da den von Darwin untersuchten höheren Kryptogamen Wachsthumsnutationen nicht fehlten und dieselben bei Spirogyra sogar sehr ansehnlich sind[3]). Ebenso sind an allen, zu Variationsbewegungen befähigten Gelenken autonome Bewegungen gefunden worden. Diese sind dem Ausmaass und der Schnelligkeit nach allerdings sehr verschieden, erscheinen übrigens besonders ausgebildet in vielen Fällen, in denen der für die Pflanze daraus entspringende Nutzen evident hervortritt. So ist es hinsichtlich der sehr ausgebildeten Circumnutation der Schlingpflanzen und der Ranken, die im nächsten Abschnitt weiter besprochen werden. Fast so ausgebildet wie bei Schlingpflanzen pflegt die Circumnutation bei Ausläufern zu sein, die eben vermöge dessen leichter durch Hindernisse, etwa zwischen in die Erde gesteckten Stäben, sich hindurchwinden werden (Darwin, l. c., p. 188). Den Wurzeln nützt die Circumnutation, um im Boden Stellen zu treffen, die ihrem Fortwachsen kein Hinderniss entgegen stellen, und im analogen Sinne kommt die Nutation auch den im Boden fortwachsenden Ausläufern und den aus dem Boden hervorbrechenden Stengel- und Blattorganen zu statten. Bei Spirogyra und anderen Conjugaten hat die sehr ansehnliche periodische Nutation für die Fortbewegung des Fadens und das Hervorarbeiten aus Schlamm u. s. w. Bedeutung. Welchen besonderen Zweck die sehr ansehnlichen, durch Variation in Gelenken vermittelten periodischen Nutationen der Blätter von Desmodium, Oxalis, Trifolium u. a. haben, ist noch nicht sicher erkannt. Jedenfalls kann man aber im Allgemeinen sagen, dass die jeder Pflanze zukommenden autonomen Nutationsbewegungen in den Fällen besonders ausgebildet sind, wo diese Bewegungen der Pflanze nützlich werden, während in anderen Fällen die Nutationsbewegungen häufig nur sehr unbedeutende Amplitude erreichen.

Als solche zweckmässige Anpassung erscheint es auch, dass an Schlingpflanzen die ersten, nicht windenden Internodien nur schwach, und erst die windenden Internodien ansehnlich zu nutiren pflegen. Ebenso ist für Schlingpflanzen, Ausläufer, auch für Wurzeln die Circumnutation jedenfalls von Vortheil. Die Bewegung der Wurzeln, ferner der

1) Kletternde Pflanzen 1876, p. 86.
2) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 5.
3) Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 218.

nicht windenden Stengel und Blattorgane nähert sich meist mehr der pendelartigen Nutation, wobei übrigens, wie die Blättchen von Oxalis, Trifolium u. a. lehren, die Bewegungen sehr ansehnliche Amplitude erreichen können. Uebrigens führen u. a. die Ranken von Lathyrus aphaca pendelartige Nutation aus[1]), und an Schlingpflanzen, deren überhängender Gipfel ausgezeichnet circumnutirt, kann dieser gelegentlich sich erheben und eine pendelartige Bewegung vollführen[2]). Ebenso gehen die pendelartigen Nutationen gelegentlich auf kurze Zeit in ausgesprochene Circumnutation über. Ist diese sehr ausgebildet, so hält die Bewegung gewöhnlich dauernd eine Richtung ein, doch kommen auch Umwendungen vor, und solche sind bei den immerhin ansehnlich rotirenden Blattkletterern nach Darwin[3]) nicht selten. Weitere Einzelheiten über das Habituelle der Erscheinung müssen in Darwin's citirten Schriften nachgesehen werden.

Ueber Schnelligkeit und Amplitude der periodischen Nutationen können hier gleichfalls nur einige Bemerkungen mitgetheilt werden, durch die übrigens zugleich die extremen Bewegungsgeschwindigkeiten gekennzeichnet werden sollen. Natürlich sind diese mit äusseren Verhältnissen und mit der Entwicklung variabel und erreichen demgemäss in irgend einem Entwicklungsstadium ein Maximum. Es gilt dieses nicht nur für die Wachsthumsnutationen, die jedenfalls mit dem Erlöschen des Wachsens stille stehen, sondern auch für die Variationsbewegungen, die endlich in alten Gelenken träger werden. Bei Schlingpflanzen ist nach Darwin[4]) die Circumnutation in den jüngsten Internodien langsamer als in den nächst älteren, und so erklärt es sich zum Theil, dass Darwin eine Verlangsamung der rotirenden Nutation fand, als er Stengel von Humulus lupulus, Ceropegia, Convolvulus u. s. w. derart an Stützen festband, dass nur noch ein 1 bis 2 Zoll langer Gipfeltheil sich bewegen konnte. An Ranken wird die Circumnutation gewöhnlich erst ansehnlich, nachdem dieselben bis zu $^3/_4$ ihrer Länge erreicht haben[5]). Bei dem begrenzten Wachsthum dieser hält die rotirende Nutation zumeist nicht lange an, und Darwin (l. c., p. 84) fand dieselbe u. a. an den sich schnell bewegenden Ranken von Cobaea scandens schon 36 Stunden nach Beginn erloschen, als die Pflanze in einem Treibhaus gehalten worden war. Sehr gewöhnlich durchläuft ein nutirender Pflanzentheil seine Bahn nicht mit gleichförmiger Schnelligkeit. Diese ist bei pendelartiger Nutation vor und nach dem Umwenden zumeist gering, und ebenso wird es wohl auch sein, wenn eine ausgesprochene Circumnutation die Richtung wechselt. Aber auch bei gleichsinnig fortschreitender rotirender Nutation tritt gelegentlich bedeutende Verlangsamung oder selbst ein Stillstand der Bewegung ein.

Nach Darwin (l. c., p. 25) führe ich hier die mittlere Zeit an, welche der nutirende Sprossgipfel von folgenden Schlingpflanzen im bewegungstüchtigen Zustand zur Vollendung eines Umlaufs gebrauchte.

Scyphanthus elegans	1 Stunde	17 Min.
Akebia quinata	1 »	38 »
Convolvulus sepium	1 »	42 »
Phaseolus vulgaris	1 »	57 »
Lygodium scandens (die Wedel)	5 »	45 »
Lonicera brachypoda	9 »	45 »
Adhatoda cydonaefolia	zwischen 24—48 Stunden.	

Als schnellste rotirende Wachsthumsnutation führt Darwin (l. c., p. 118) die Stengel der nicht windenden Passiflora gracilis an, die im Mittel einen Umlauf in 1 Stunde 1 Minute vollendeten. Aehnliche Bewegungsschnelligkeiten bieten auch die Ranken. Als Beispiel erwähne ich hier nur Cobaea scandens, deren Ranken nach Darwin (l. c., p. 82) einen Umlauf in 1 Stunde 15 Min. bis 1 Stunde 23 Min. ausführten.

---

1) Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 89.

2) Solche Beobachtungen machte schon Dutrochet an Pisum sativum, Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér., Bd. 20, p. 314.

3) L. c., p. 27, 35, 63.

4) Kletternde Pflanzen 1876, p. 4, 8, 26 u. s. w. — Einige Beobachtungen an Pisum sind schon von Dutrochet mitgetheilt (Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér., Bd. 20, p. 323).

5) Darwin, l. c., p. 83, 134 u. s. w.

Ist bei obigen Pflanzen die Amplitude so gross, dass die Sprosse und Ranken zuweilen bis zu 90^0 gegen die Achse des beschriebenen Kegels geneigt sind, so werden bei weniger nutirenden Organen die Ausbiegungen so gering, dass sie ohne Vergrösserung nicht mehr recht erkennbar sind. So betrug die Amplitude der Bewegung an der Spitze des ersten über den Boden tretenden Internodiums der Keimpflanze von Cucurbita ovifera 0,28 Zoll, von Githago segetum 0,2 Zoll, von Corylus avellana 0,04 Zoll und das erste über Boden tretende Blatt der Keimpflanze von Phalaris canariensis oscillirte um 0,3 Zoll[1]). Bei solcher mässiger Bewegung wurde ein Hin- und Hergang, resp. eine schmale Ellipse vollendet bei Brassica oleracea, Cerinthe major, Cucurbita ovifera in ungefähr 3 Stunden, bei Solanum palinacanthum und Opuntia basilaris in etwa 12 Stunden. Aehnlich liegt es auch mit den Sprossspitzen schon erwachsener Pflanzen. So beschrieb der Stamm von Deutzia gracilis in 11 Stunden 4 enge Ellipsen, während die Sprossspitze von Iberis umbellata und Azalea indica 1 Ellipse in ungefähr 24 Stunden vollendete[2]).

Für die autonomen Variationsbewegungen gilt hinsichtlich Amplitude und Zeitmaass Gleiches, wie für die Wachsthumsnutationen. Jedenfalls sehr gering sind die Bewegungen an den Blättchen von Acacia lophantha. Besonders auffallend sind hingegen die Bewegungen der Seitenblättchen von Desmodium gyrans (Fig. 22, *s*). Diese beschreiben elliptische Bahnen, deren lange Achse annähernd parallel dem Hauptblattstiel ist. Einen solchen Umlauf fand u. a. Kabsch[3]) bei 35^0 C. in 85 bis 90 Secunden, bei 28^0 bis 30^0 C. in 4 Minuten vollendet, bei 22^0 C. hörte die auffallende Bewegung auf. Bei sehr schneller Bewegung soll sich dabei nach Hofmeister[4]) die elliptische Bahn einem Kreis nähern. Ferner soll die aufsteigende Bahn langsamer als die absteigende Bahn durchlaufen werden[5]), was wohl eine Folge davon sein mag, dass während des Aufsteigens die Hebung des Blattgewichts vermehrte Arbeit fordert. Auch das Endblatt dieser Pflanze führt pendelartige Bewegungen geringerer Amplitude von 6—20^0 aus, die in 10 Secunden bis 2 Minuten (bei 22^0 bis 25^0 C.) vollendet werden[6]). Sehr erheblich sind die Schwingungsamplituden der Blättchen von Oxalis acetosella (20—70^0) und Trifolium pratense (40—150^0), die in $^3/_4$—2 Stunden, resp. in $1^1/_2$—4 Stunden durchlaufen werden. Ueber die wieder geringeren autonomen Bewegungen an den Blättern von Phaseolus, Mimosa u. a. Pflanzen finden sich in meinen citirten Arbeiten Angaben, auch sind in Darwin's neuestem Werk (Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen) verschiedene Beobachtungen mitgetheilt.

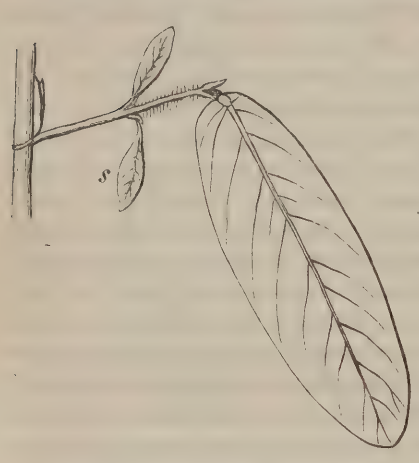


Fig. 22. Ein Blatt von Desmodium gyrans. Natürl. Grösse.

Eine ansehnliche Nutation, die nach Gad[7]) durch Variation vermittelt wird, führt das Gynostemium in der Blüthe von Stylidium adnatum aus. Dieses wird dabei auf einer Seite seiner Bahn dem Polster des Labellums angepresst und haftet an diesem Blüthenzipfel fest. Deshalb kommt nun, während das Gynostemium eine rückgängige Bewegung anstrebt, eine

---

1) Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 90.

2) Darwin, l. c., p. 182. — Anderweitige Beobachtungen über periodische Nutationsbewegungen finden sich u. a.: F. Müller für Blüthenstiele von Alisma (Jenaische Zeitschrift f. Med. u. Naturw. 1870, Bd. 5, p. 134); Hofmeister für verschiedene Blüthenköpfe (Pflanzenzelle 1867, p. 323); Sachs für Blüthenschaft von Allium porrum (Lehrbuch, III. Aufl., p. 827); Lecoq für Blatt von Colocasia esculenta (Bullet. d. l. soc. bot. d. France 1867, p. 153); Rodier für Ceratophyllum demersum (Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 961).

3) Bot. Ztg. 1861, p. 355.

4) Pflanzenzelle 1867, p. 332. Hier und bei Kabsch ist anderweitige Literatur über diese Pflanze citirt, ferner bei Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 553; Treviranus, Physiolog. 1838, Bd. 2, p. 766.

5) Kabsch, l. c., p. 355; Cels, Sylvestre u. Hallé in Annal. d. Botanik von Usteri 1796, Stück 19, p. 63.

6) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 135.

7) Bot. Ztg. 1880, p. 216.

Spannung zu Wege, und wenn dann endlich das Gynostemium sich losreisst, schnellt es mit einer gewissen Gewalt zurück. Diese Ablösung, welche natürlich auch durch Erschütterung erzielt werden kann, wurde von Kabsch[1]) irrig als eine Reizbewegung analoger Art aufgefasst, wie sie für Mimosa pudica und andere Objecte später zu besprechen ist. Nach Gad ist dagegen dem Phänomen die obige Erklärung zu geben, und das Hervorschnellen unterbleibt demgemäss, wenn auf das Labellum ein Stückchen Papier gelegt und hierdurch das Anhaften des Gynostemiums verhindert wird, das nunmehr dem Papier sich anpresst, um nach einiger Zeit seine rückgängige Bewegung zu beginnen. Ein ähnliches Fortschnellen wie in dem oben beschriebenen Fall kann man übrigens auch an den Blättchen von Desmodium gyrans oder von Trifolium pratense beobachten, wenn man dieselben durch einen fixirten Papierstreif oder irgend ein endlich überwindbares Hinderniss in ihrer Bahn aufhält und so eine nach Ausgleichung strebende Spannung in den Gelenken zu Stande kommen lässt.

Ob die von Lindley[2]) beobachteten Bewegungen am Labellum von Megaclinium falcatum und Pterostylis Variations- oder Wachsthumsbewegungen sind, muss erst näher untersucht werden.

Zygnemaceae. Die ansehnlichen Nutationsbewegungen von Spirogyra und anderer Zygnemaceae nehmen besonderes Interesse in Anspruch, weil sie durch entsprechendes Wachsthum in der Wandung der einzelnen Fadenzellen zu Stande kommen, also in analoger Weise, wie in einzelligen Organismen, für welche bis dahin die voraussichtlich gleichfalls thätigen autonomen und periodischen Nutationsbewegungen noch nicht verfolgt wurden. Nachdem Link[3]) und Meyen[4]) diese Nutationsbewegungen an Spirogyra erkannten, wurden dieselben an Spirogyra princeps näher von Hofmeister[5]) verfolgt, der analoge Nutationen auch an einigen anderen Zygnemaceen (Zygnema leiospermum und Craterospermum laetevirens) constatirte. Die in Wasser liegenden Fäden beugen und krümmen sich verschiedentlich, bilden Schlingen, gelegentlich auch korkzieherartige Formen, so dass wohl im Allgemeinen eine mehr oder weniger circumnutirende Bewegung thätig ist. Diese ist ansehnlich genug, um zeitweise die Spitze mit freien Augen merklich fortrücken zu sehen, und innerhalb einer bis einigen Minuten kann der Faden seine Gestalt wesentlich ändern. Uebrigens wechseln dabei Perioden der Ruhe mit Perioden rapider Bewegung. Ebenso ist auch die Zuwachsbewegung ansehnlichen Oscillationen unterworfen, wie schon früher (II, p. 82) mitgetheilt wurde. Diese Wachsthumsmessungen zeigen zugleich, dass die sich bewegenden Fäden wachsen, dass also eine Wachsthumsbewegung vorliegt. Ob auch die Bewegungen der Oscillarieen mit ähnlichen Nutationen verknüpft sind, ist noch zweifelhaft.

Ephemere Bewegungen.

§ 43. Die Glieder eines Pflanzenkörpers streben aus innern Ursachen eine bestimmte, aber mit der Entwicklung veränderliche relative Stellung anzunehmen, und die Bewegungen, durch welche die bezüglichen Stellungsrichtungen erreicht und verändert werden, fassen wir als autonome einmalige oder ephemere Nutationen zusammen. Wir haben hier nur autonome, nicht aber durch äussere Agentien erzielte Bewegungen im Auge, welche letztere für die unter normalen Vegetationsbedingungen jeweilige Gleichgewichtslage von wesentlicher Bedeutung sind. Es ist allerdings nicht immer leicht, den Antheil

1) Bot. Ztg. 1861, p. 345.

2) Citirt nach Morren (Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér., Bd. 19, p. 91), der selbst noch weitere Beobachtungen über Megaclinium anstellte.

3) Grundlehren d. Anatom. u. Physiolog. 1807, p. 263.

4) Pflanzenphysiolog. 1839, Bd. 3, p. 567.

5) Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturkunde in Württemberg 1874, Bd. 30, p. 211.

zu bemessen, welchen innere und äussere Ursachen an den relativen Stellungsrichtungen und an Krümmungen u. s. w. von Organen haben; doch wie dem auch im einzelnen Falle sei, jedenfalls lehren viele Erfahrungen die Verbreitung autonomer und ephemerer Nutationen kennen.

An der Lagenänderung, welche mit Entfaltung der Knospen Blätter, Zweige u. s. w. annehmen, sind somit autonome Nutationen durchgehends betheiligt. Auch die Hakenbildung an wachsenden Sprossgipfeln, Ranken u. s. w., sowie die endliche Ausgleichung dieser durch Wachsen, hängt wenigstens vielfach von autonomen Nutationen ab, ebenso die Hebung und Senkung, welche Blüthen durch entsprechendes Wachsthum in den Blüthenstielen erfahren. Eine Bewegung muss ja jedesmal erfolgen, wenn eine Seite eines Organes im Längenwachsthum relativ gefördert ist, und um einen bequemen Ausdruck zu haben, kann man mit de Vries[1]) das relativ geförderte Wachsthum der Oberseite Epinastie, das geförderte Wachsthum der Unterseite Hyponastie nennen, und demgemäss von epinastischer und hyponastischer Krümmung sprechen.

Eine scharfe Grenze zwischen periodischen und ephemeren Nutationen besteht, wie schon früher bemerkt wurde, nicht, doch ist es immerhin geboten, diejenigen autonomen Bewegungsvorgänge gesondert ins Auge zu fassen, durch welche die Gleichgewichtslage der Organe dauernd verändert wird, während in den periodischen Nutationen Bewegungen um eine Gleichgewichtslage ausgeführt werden. Verschiebt sich diese, während die periodischen Oscillationen fortdauern, so werden also dann ephemere und periodische Nutationen gleichzeitig thätig sein, und letztere werden bei irgend einer Lagenänderung in keinem Organe fehlen, das, so lange es bewegungsfähig ist, periodische Bewegungen ausführt.



Fig. 23. Ruta graveolens. Die vorderen Blumenblätter und Staubgefässe sind entfernt. Das Staubgefäss *a* liegt dem Fruchtknoten an, *b* wird sich demnächst anlegen, *c*, dessen Anthere verstäubt ist, war vor einiger Zeit dem Fruchtknoten angepresst.

Mit Rücksicht auf die Verschiebung der Gleichgewichtslage dürfen wir z. B. die Bewegungen der Staubgefässe von Ruta graveolens (Fig. 23) den ephemeren Nutationen zuzählen, obgleich dabei die fraglichen Organe dreimal wesentlich dieselbe Bahn durchlaufen. Denn zunächst entfernt sich mit Entfaltung der Blüthe das Staubgefäss vom Fruchtknoten, dann legt es sich fernerhin demselben in der geöffneten Blüthe an, und bewegt sich von demselben wieder nach den

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. 1, p. 252. — C. Schimper nannte epinastische Zweige solche, deren dem Zenith zugewandte Hälfte sich stärker verdickt. Bericht d. Naturforscherversammlung in Göttingen 1854, p. 87, citirt nach Hofmeister, Allgem. Morphologie 1868, p. 604. Vgl. auch Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 226. — Wo nichts weiter bemerkt, ist ein Wachsthum in der Längsachse der Organe gemeint und im Gegensatz zu dieser longitudinalen Epinastie, resp. Hyponastie, kann ja eine einseitig geförderte Verdickung (im Sinne Schimper's) transversale Epinastie, resp. Hyponastie genannt werden. Sofern durch äussere Agentien erzielt, mag von inducirter (paratonischer) Epinastie, resp. Hyponastie geredet, ohne nähere Bezeichnung aber autonome Epinastie, resp. Hyponastie gemeint sein. An autonomen Ursprung hat übrigens auch Schimper die freilich in etwas anderem Sinn von de Vries verwandten Bezeichnungen nicht gekettet, und man ist dieserhalb nicht genöthigt, die bezüglichen Ausdrücke mit Wiesner (Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II. Theil, p. 55) für autonome Vorgänge zu reserviren.

Blumenblättern hin, noch ehe ein Welken der Blüthe beginnt. Solche zweimal oder einigemal sich wiederholende Nutationen werden öfters von Staubgefässen ausgeführt, auch von der Corolle der Blüthen, die sich nach einmaligem Oeffnen dauernd schliessen [1]), und ebenso liessen sich noch für andere Organe ähnliche Beispiele anführen. Scheint es mir auch zweckmässiger, diese Nutationen hier zu behandeln, so soll doch damit nicht bestritten werden, dass sie gleichwohl den periodischen Nutationen angereiht werden könnten.

Nicht selten nimmt ein Pflanzentheil eine **S**-förmige oder wellenförmige Gestaltung an, indem in einzelnen Zonen desselben Organes epinastisches, in anderen Zonen hyponastisches Wachsthum thätig ist. So werden z. B. die nach Innen spiralig eingerollten Wedel der Farne durch epinastisches Wachsthum entfaltet, und durch weiteres Fortschreiten dieses wird erreicht, dass die entfalteten Theile zunächst etwas concav nach Aussen gekrümmt sind, der jugendliche Theil des Wedels also eine **S**-Form erreicht. Aehnliches kommt an sich entfaltenden Blättern und an Sprossen, deren Spitze hakenförmig gekrümmt ist, häufiger vor, und so erscheint eine derartige Krümmung auch an dem epicotylen Glied von Pisum sativum, Vicia sativa, Ervum lens und anderen Keimpflanzen [2]). Besonders an den im Dunkeln sich weiter entwickelnden Keimlingen der eben genannten Pflanzen tritt eine wiederholte wellenförmige, über einige Internodien sich erstreckende Beugung auf, welche Wiesner [2]) als undulirende Nutation bezeichnet. Liegen bei diesen Pflanzen die Ausbiegungen in einer Ebene, so sind sie an den jungen Pflanzen von Vicia cracca und sepium, Alnus glutinosa, Berberis vulgaris u. a. nach verschiedener Richtung gewandt, so dass im Allgemeinen das folgende Internodium nach einer andern Himmelsgegend als das vorausgehende geneigt ist. Ob diese, augenscheinlich mit der Blattstellung verknüpfte, abwechselnde Ausbiegung der Internodien nur autonomer Nutation entspringt, hat Wiesner nicht sicher entschieden [3]). Uebrigens kommen, wie im vorigen Paragraphen erwähnt ist, auch bei periodischen Nutationen ähnliche Krümmungen zu Stande.

Zu den autonomen Bewegungen zählen auch die aus inneren Ursachen entspringenden Torsionen und Windungen, die durch eine entsprechend ungleiche Wachsthumsrelation zwischen innern und peripherischen Schichten zu Stande kommen. Es kann nicht hier Aufgabe sein, zahlreiche Beispiele für autonome Torsionen anzuführen. Als Beispiele erinnere ich an die im folgenden Abschnitt zu besprechende Torsion im Stengel der Schlingpflanzen, die in

---

1) Ueber ephemere Blüthen vgl. de Candolle, Mémoir. d. savans étrang. d. l'institut d. France 1806, Bd. 1, p. 338; Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 238; Royer, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V sér., Bd. 9, p. 350.

2) Wiesner, Die undulirende Nutation d. Internodien, 1878, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 77, Abth. 1. Vgl. u. a. ferner Sachs, Lehrbuch, III. Aufl., 1873, p. 758; H. Müller, Flora 1876, p. 67; Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 69; Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 75 u. s. w. — Eine Folge der undulirenden Nutation dürfte wohl auch die von Nägeli (Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 1, Taf. V) abgebildete wellenförmige Beugung am Stamm und an den Zweigen von Pterothamnion sein.

3) Bei mangelhafter Ausbildung des Blattes wird nach Wiesner (l. c., p. 37) diese Ausbiegung reducirt, für welche der genannte Autor die wohl überflüssige Bezeichnung »unterbrochene Nutation« vorschlägt.

schwächerem Grade auch in andern Fällen vielfach durch einen schiefen Verlauf der Holzfasern bemerklich wird[1]. Die contorte Knospenlage von Convolvulus, die Drehungen am Blumenblatt von Cyclamen und an der Lippe von Himantoglossum hircinum, an Internodien von Chara und am Peristom von Barbula mögen hier noch als Beispiele genannt sein[2]. Ein autonomes Winden findet sich u. a. an dem Schaft der weiblichen Blüthe von Vallisneria spiralis, an den Hülsen von Medicago, und auch die spiralige Einrollung derjenigen Ranken, welche keine Stütze erfassten, gehört hierher.

Auch während der Ausführung dieser ephemeren Torsionen sind wohl öfters periodische Torsionsbewegungen thätig, welche letztere vielfach in einem geringen Grade während der periodischen Nutationen bemerklich werden. Auch hat Sachs[3] am Kürbisstengel beobachtet, dass erhebliche periodische Torsionsbewegungen ausgeführt wurden, während durch Drehung im Internodium die Blätter in die zweireihige Stellung übergeführt wurden. Freilich ist noch näher zu prüfen, in wie weit diese Torsionen autonome sind, da die bezüglichen Drehungen an den ins Dunkle geführten Sprossgipfeln unterbleiben[4].

Bei der allgemeinen Verbreitung ephemerer Nutationen an den sich entwickelnden Blättern und Stengeln bedarf es hier keiner weiteren Beispiele. Uebrigens kommen wir vielfach, namentlich auch in § 74 (Bd. II), auf diese Nutationen als einen für die Stellung von Organen mitbestimmenden Factor zurück. Bei dieser Gelegenheit wird auch der Antheil äusserer Eingriffe auf die Richtung von Pflanzentheilen näher besprochen werden.

Die für Befruchtungsvorgänge bedeutungsvollen Nutationen von Staubgefässen sind ausser bei Ruta u. a. schön bei Parnassia und Dictamnus ausgebildet. Bei Passiflora, Nigella sativa u. a. nutiren zu dem Zwecke der Griffel, und bei Mimulus, Martynia, Arten von Epilobium u. a. führen zu dem Ende die Narbenlappen Nutationen aus. Eine nähere Beschreibung dieser Vorgänge ist hier nicht geboten. Bezügliche Beobachtungen sind schon von Desfontaines[5] und von Medicus[6] mitgetheilt, denen sich eine reichliche Literatur anschliesst; namentlich sind die Staubgefässe von Ruta und Parnassia Gegenstand wiederholter Mittheilungen gewesen. Ich nenne hier Wydler (Flora 1844, p. 752, u. Annal. d. scienc. naturell. 1845, III sér., Bd. 4, p. 280); Kabsch (Bot. Ztg. 1861, p. 35); Carlet (Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 538); Heckel (ebenda 1876, Bd. 82, p. 525, u. Du mouvement végétal, 1875). Der letztgenannte Autor und Engler (Bot. Ztg. 1868, p. 833) behandeln auch Saxifraga. Aeltere Literatur ist z. Th. angegeben bei de Candolle, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 71; Meyen, Physiologie 1839, Bd. 3, p. 505; verschiedene Beobachtungen sind mitgetheilt bei H. Müller, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten, 1873.

Beeinflussung durch äussere Verhältnisse.

§ 44. Alle äusseren Eingriffe, welche einen Einfluss auf die Thätigkeit der Pflanze haben, werden auch mehr oder weniger auf die Ausgiebigkeit der autonomen Bewegungen influiren. Diese fallen deshalb in den unter ungleichen Bedingungen erwachsenen Pflanzen verschieden aus, und wird in einem ru-

---

1) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 485.

2) Einige Beispiele bei Wichura, Flora 1852, p. 39, auch Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 201.

3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 273.

4) Dagegen bilden sich in Internodien mancher anderen Pflanzen im Dunkeln Torsionen aus, die am Licht nicht erscheinen.

5) Histoire d. l'Acad. d. sciences Paris 1787, p. 468.

6) Pflanzenphysiol. Abhandlg. 1803, I, p. 4.

henden Organe neues Wachsthum oder überhaupt neue Thätigkeit erweckt, so wird damit im Allgemeinen auch die autonome Bewegungsfähigkeit wieder beginnen, die ja, wie schon bemerkt, in keinem wachsenden und sich bewegenden Organe zu fehlen scheint. In Folgendem soll nur auf einige derartige Beziehungen zu äussern Bedingungen hingewiesen, übrigens nicht näher beleuchtet werden, wie sich autonome Bewegungen mit den durch Licht, Schwerkraft oder andere äussere Ursachen veranlassten Bewegungen combiniren.

Ein gewisses Ausmaass der Temperatur ist, wie für alle Wachsthums- und Bewegungsvorgänge, so auch für die autonomen Bewegungen Bedingung. Bei einer optimalen Temperatur gehen die Bewegungen am schnellsten vor sich, wie schon hinsichtlich der Seitenblättchen von Desmodium gyrans erwähnt (p. 192) [1]) und auch für verschiedene andere Fälle constatirt wurde. So gebrauchte u. a. in Versuchen Dutrochet's [2]) die Ranke von Pisum sativum bei 5—6° C. zu einem Umlauf 9—11 Stunden, während bei 24° C. ein Umlauf in 1 Std. 20 Min. ausgeführt wurde. Darwin [3]) sah die Internodien und Ranken von Eccremocarpus scaber in einem Kalthaus wohl noch in die Länge wachsen, ohne dass eine auffallende Circumnutation stattfand, welche dagegen im Warmhaus sehr ansehnlich war.

Beleuchtung und Verdunklung hat, wie auf Wachsthumsvorgänge, auch auf autonome Bewegungen einen verschiedenen Einfluss, je nachdem der Erfolg einer kurzen oder länger dauernden Verdunklung ins Auge gefasst wird. Sehen wir hier von heliotropischen Wirkungen ab, und vergleichen den Unterschied zwischen Dunkelheit und allseitiger Lichtentziehung, so scheint nach vorausgegangener Beleuchtung die Bewegung im Dunkeln zumeist annähernd ebenso schnell wie am Licht sich fortzusetzen. Wenigstens ergeben die Beobachtungen über Variationsbewegungen ein solches Resultat [4]), und dasselbe wurde auch an Schlingpflanzen von Darwin [5]) beobachtet. An den fructificirenden Wedeln von Asplenium trichomanes finden dagegen sehr schnelle Bewegungen nach Loomis und Asa Gray [6]) nur am Licht statt, doch muss hier noch geprüft werden, ob es sich hier überhaupt um autonome Bewegungen handelt.

Bei dauernder Lichtentziehung verlangsamen sich allmählich die Bewegungen der Gelenke, bis endlich mit der Dunkelstarre ein Stillstand eintritt [7]). So lange aber der Starrezustand nicht erreicht ist, sind auch noch autonome Bewegungen merklich, und autonome Wachsthumsnutationen scheinen keiner Pflanze zu fehlen, deren Wachsthum im Dunkeln fortschreitet. Ausgedehntere vergleichende Untersuchungen über Schnelligkeit und Amplitude der Bewegungen an etiolirten und am Licht erzogenen Pflanzen fehlen zwar noch, doch

1) Beobachtungen über Averrhoa bilimbi u. a. bei Darwin, Das Bewegungsvermögen etc. 1881, p. 283. Bei höherer Temperatur war hier die Amplitude geringer, die Bewegung aber sehr schnell, während bei niederer Temperatur langsamere Bewegung mit grösserer Amplitude eintrat. Ueber anderweitige ähnliche Beobachtungen vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 155.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér., Bd. 20, p. 312.

3) Kletternde Pflanzen 1876, p. 79; vgl. auch p. 56 für Solanum jasminoides.

4) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 155.

5) L. c., p. 32. Vgl. auch Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 90.

6) Mitgetheilt von Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 217, Anmerkg.

7) Pfeffer, l. c., p. 155.

scheinen in dieser Hinsicht spezifische Verschiedenheiten zu bestehen, so dass bei den einen Pflanzen die Bewegungen reducirt, bei den anderen aber verstärkt werden.

Während die etiolirten Stengel der Bohne und der Ipomoea purpurea nach Mohl[1]) im Dunkeln circumnutiren und winden, geht, wie Duchartre[2]) fand, beides den etiolirten Stengeln von Dioscorea batatas und Mandevillea suaveolens ab, und in diesen unterbleibt im Dunkeln auch die Torsion, welche sonst in älteren Stengeltheilen eintritt[3]). Uebrigens bezieht sich dieses nur auf die etiolirten Stengel, denn die am Licht erzogenen Pflanzentheile von Dioscorea batatas winden auch im Dunkeln[4]).

Aus den abweichenden Richtungsverhältnissen der Blätter u. s. w. etiolirter und an den im Licht erwachsenen Pflanzen lässt sich entnehmen, dass die ephemeren Nutationen im Dunkeln und am Licht gewisse Differenzen bieten, weil eben das Wachsthum der antagonistischen Gewebe unter diesen differenten Bedingungen in verschiedenem Grade afficirt wird. Ein weiteres Eingehen auf dieses Thema mag indess hier unterbleiben[5]).

Voraussichtlich lassen sich sehr viele Beispiele constatiren, in denen die autonomen Bewegungen modificirt werden, weil äussere Eingriffe auf die Thätigkeit im Organismus influiren. Die äusseren Eingriffe sind dann freilich nur indirecte Ursachen der veränderten Bewegungsthätigkeit, und begreilicherweise wird man in manchen Fällen geneigt sein, die erzielten Bewegungen als von äusseren Ursachen abhängige, also nicht mehr autonome Bewegungen anzusprechen. Ich unterlasse hier, dieses Thema näher zu discutiren, und führe im Folgenden nur einige Beispiele an, in denen offenbar an sich autonome Bewegungen in Folge äusserer Einwirkungen verstärkt oder reducirt werden.

An älteren, fast bewegungslosen Blättern von Dionaea muscipula brachte die Application einer kleinen Menge einer Lösung von kohlensaurem Ammoniak wieder lebhaftere Nutation hervor, und Gleiches wurde von Darwin[6]) an den Drüsenhaaren älterer Blätter von Drosera rotundifolia beobachtet.

An Wurzeln fand Prantl[7]) Wachsthum und Nutation nicht merklich beeinflusst, als er allein die äusserste Spitze entfernte, während das Wegschneiden eines etwas längern Spitzenstückes eine sehr verstärkte Nutation hervorrief. Diese fand Sachs[8]) auch dann an der Wurzel gesteigert, wenn eine Pflanze

---

1) Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 122 u. 150. Für Ipomoea purpurea bestätigt von Sachs, Bot. Ztg. 1865, p. 119.

2) Compt. rend. 1865, Bd. 61, p. 1142. 3) Vgl. über Torsionen auch Bd. 2, p. 196.

4) De Vries, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 328.

5) Nach Heckel (Du mouvement végétal 1875, p. 551) sind die Bewegungen an den Staubgefässen von Ruta und Saxifraga im Dunkeln langsamer, und nach Carlet (Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 538) sollen sich die Staubgefässe von Ruta im Dunkeln gar nicht bewegen.

6) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 202 u. 204.

7) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1874, Bd. 1, p. 548 u. 554. Derartige Beobachtungen auch schon bei Sachs, ebenda p. 433 u. 469. Nach Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 453) treten solche verstärkte Nutationen nur ein, wenn die Spitze schief abgeschnitten wird.

8) L. c., p. 402.

langsam um eine horizontale Achse rotirte und so, dem gewöhnlichen Einfluss der Schwerkraft entzogen, in horizontaler Richtung fortwuchs (vgl. II, § 63). Auch die Bewegungen der Ranken von Echinocystis lobata werden nach Ch. Darwin [1]) von der Schwerkraft beeinflusst. Wurden nämlich die Stengel dieser Pflanze so niedergebogen, dass die Ranken vertical abwärts gerichtet waren, so hörte die rotirende Nutation beinahe auf, begann aber wieder, nachdem die Ranken in eine horizontale Lage zurückgekehrt waren.

Auch das Gewicht der zu bewegenden Theile und andere mechanische Hemmungen haben einen Einfluss auf die autonomen Bewegungen, der hier nicht weiter behandelt werden soll (vgl. p. 192). — Die angebliche Beschleunigung der Bewegungen der Blättchen von Desmodium gyrans durch Einwirkung schwacher elektrischer Ströme muss jedenfalls erst kritischer Prüfung unterzogen werden [2]).

Von Bedeutung für die Neigung eines Pflanzenorganes, und damit für die Gestaltung der Nutationsbewegungen, sind natürlich auch Gewicht, geotropische Eigenschaften u. s. w. Leicht ist ja zu sehen, wie der nur wenig über eine Stütze hinausragende Sprossgipfel einer Windepflanze durch ein angehängtes Gewicht, oder indem die Belastung mit der Verlängerung des Sprosses steigt, mehr und mehr von der Verticalen abweicht und endlich bogig abwärts hängt. Da aber das statische Moment nahe an der Spitze geringer ist, so krümmt sich diese aufwärts und der herabhängende Spross pflegt so eine **S**-förmige Gestalt zu erhalten.

Mechanische Ursachen der Bewegungen.

§ 45. Die autonomen Variationsbewegungen kommen zu Stande, indem immer in der einen Hälfte des Gelenkes die Expansionskraft zunimmt, während sie in der antagonistischen Hälfte abnimmt, und also die Ausdehnungskraft in einem bestimmten activen Gewebecomplex bald im Steigen, bald im Sinken begriffen ist. Es folgt dieses aus meinen Beobachtungen an operirten Gelenken und aus der Constanz der Biegungsfestigkeit der sich autonom bewegenden unverletzten Gelenke [3]). Denn würde nur in einer Gelenkhälfte die Expansionskraft steigen oder diese im ganzen Gelenke immer gleichsinnig, jedoch in relativ ungleichem Grade zu- oder abnehmen, so würde mit der Zunahme der Gesammtspannung nothwendig die Biegungsfestigkeit der Gelenke ansehnlicher werden. Diese Biegungsfestigkeit blieb aber unverändert [4]), während die Blättchen von Trifolium pratense und Oxalis acetosella Oscillationen von sehr ansehnlicher Amplitude ausführten. Nur bei gleichzeitiger Abnahme und Zunahme der Expansionskraft war ein solches Resultat möglich, denn die Kraft, mit der die Expansion angestrebt wird, ist so ansehnlich, dass sie jedenfalls die Steifigkeit im Gelenke in deutlich messbarer Weise hätte erhöhen müssen, wenn die Dehnkraft in nur einer Hälfte zugenommen hätte, in der antagonistischen Gelenkhälfte aber constant geblieben wäre. Unter solchen Umständen hätte

---

1) Kletternde Pflanzen 1876, p. 101.
2) Vgl. Kabsch, Bot. Ztg. 1861, p. 358; Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 557.
3) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 88 u. 156.
4) Ueber die Bestimmung dieser vgl. p. 184.

nach meinen Beobachtungen an Trifolium pratense in der activen Gelenkhälfte die zu einer Amplitude der Blättchen nöthige Ausdehnungskraft einen Zuwachs von 0,6—2 Atmosphären erfahren müssen[1]). Auch dauerten die autonomen Bewegungen der Blätter vom Phaseolus vulgaris annähernd in dem bisherigen Rhythmus fort, als die obere oder die untere Gelenkhälfte entfernt war, und also nun die Bewegung nur durch abwechselnde Verlängerung und Verkürzung der noch vorhandenen Gelenkhälfte zu Stande kommen konnte.

Die durch Wachsthum vermittelten autonomen Bewegungen kommen sicherlich zum guten Theil gleichfalls durch analoge Variation der Ausdehnungskraft und der hieraus sich ergebenden Wachsthumsdifferenz in den antagonistischen Geweben zu Stande[2]), indess entstehen nicht alle autonomen Wachsthumsnutationen auf diese Weise, da solche ja auch von einzelligen oder aus einer Zellkette zusammengesetzten Pflanzen ausgeführt werden[3]).

Schwankungen der Ausdehnungskraft als Ursache autonomer Wachsthumsnutationen dürfen wir schon nach Analogie der Gelenke vermuthen, und de Vries[4]) hat gezeigt, dass die Turgordehnung in dem jeweilig schnellst wachsenden antagonistischen Gewebe verhältnissmässig höher, als in dem relativ langsamer wachsenden und bei der Bewegung endlich concav werdenden antagonistischen Gewebe ist. Wurden nämlich nutirende Sprossgipfel von Phaseolus multiflorus oder Humulus lupulus in eine 20 procentige Chlornatriumlösung gelegt, so verminderte sich die Krümmung der Sprosse. Eine solche Verminderung der Krümmung wurde auch an Ranken von Sicyos angulatus beobachtet, welche, ohne dass eine Reizung stattgefunden hatte, in epinastischer Einrollung begriffen waren, während bei Plasmolyse eine Vermehrung der Krümmung eintrat an Ranken, welche gerade dabei waren, die spiralig eingerollte Knospenlage zu verlassen und sich gerade zu strecken. Jedesmal verkürzte sich also mit Aufhebung des Turgors am ansehnlichsten die derzeit relativ schnellst wachsende antagonistische Hälfte, in welcher demgemäss die Turgordehnung ansehnlicher war, als in dem antagonistischen, langsamer wachsenden Gewebecomplex. Ferner verstärkte eine Injection mit Wasser die gerade angestrebte epinastische oder hyponastische Krümmungsbewegung an den Ranken von Sicyos angulatus, Cucurbita pepo und Echinocystis lobata, woraus wieder folgt, dass die relativ ansehnlichste osmotische Wirkung in dem schnellst wachsendem antagonistischen Gewebe bestand[5]).

---

1) Ueber die Beobachtungsmethode vgl. II, § 56.

2) Dass die Nutationen von Blüthenstielen u. s. w. durch Wachsthum vermittelt werden, wurde von Frank festgestellt (Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 62). Uebrigens nimmt auch Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 324) an, dass nicht allein ein Dehnbarwerden passiver Schichten, sondern wenigstens theilweise Wachsthum bei den Nutationen mitspiele.

3) Eine andere Ursache hat das Aufblühen der Spelzen der Grasblüthe, welches nach Hackel (Bot. Ztg. 1880, p. 432) bewirkt wird, indem die anschwellenden Lodiculae die Spelzen wie ein Keil auseinandertreiben.

4) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 503. — In Versuchen mit Phaseolus multiflorus war der Krümmungsradius der Sprossgipfel 2, resp. 7 cm und wurde nach Einlegen in Salzlösung 4, resp. 2 cm. — Die Zahl der Windungen an zwei epinastisch sich einrollenden Ranken von Sicyos angulatus war $1/2$, resp. $4 1/4$, und ging auf 0, resp. 2 zurück, als die Ranken 35 Minuten in Salzlösung zugebracht hatten.

5) De Vries, Sur l'injection de vrilles 1878, p. 6, 22, 24. Separatabz. aus Archives Néerlandaises, Bd. 15. — Vgl. p. 183.

Aus diesen Versuchen ist wohl die relativ ansehnlichere Turgordehnung der schnellst wachsenden Hälfte zu entnehmen, doch wird damit allein nicht entschieden, ob bei einer Umwendung der autonomen Bewegung die Turgorkraft in dem nunmehr relativ langsam wachsenden Gewebe abnimmt. Denn auch ohne solche Abnahme, ja sogar bei gleichzeitiger Zunahme der Turgorkraft könnte doch die Nutation in der Bewegungszone sich umkehren, wenn eben die Turgorkraft in den antagonistischen Hälften der Bewegungszone eine entsprechende relative Aenderung erfährt. Die Verlangsamung des Wachsens aber auf der concav werdenden Seite hängt auch von der durch die Einkrümmung erzielten Hemmung ab, und lässt also nicht ohne weiteres auf einen verminderten Turgor dieses Gewebecomplexes schliessen (vgl. p. 181).

Die ansehnlichen Nutationsbewegungen von Spirogyra können indess nicht durch Turgorschwankungen erzielt werden, ebenso nicht die Nutationen, welche an wachsenden Fäden von Oedogonium zu Stande kommen, indem der Zellstoffring zunächst einseitig einreisst [1]). In diesem Falle ist also die einseitig geförderte Dehnung der Haut die Ursache der Nutation, die auch bei Spirogyra durch einseitig gefördertes Wachsthum erzeugt werden muss, wie immer auch diese Förderung im Näheren zu Stande kommen mag. Nach den Beobachtungen Hofmeister's sind die autonomen Wachsthumsoscillationen an Spirogyra princeps sehr ausgiebig, und während der Perioden schnellen Wachsthums ist die Zuwachsbewegung so ansehnlich, dass recht wohl auch die concave Kante eine Verlängerung während der Krümmung erfahren könnte.

So weit die vorliegenden Thatsachen ein Urtheil gestatten, findet die ausgiebigste Nutationskrümmung wohl oft, jedoch nicht immer in der Zone statt, in welcher die Zuwachsbewegung am ansehnlichsten ist. Da vergleichende Untersuchungen in dieser Richtung fehlen, unterlasse ich eine nähere Discussion dieser Frage und bemerke nur, dass nach Wiesner [2]) in den noch **S**-förmig gekrümmten Keimpflanzen ein Wachsthumsmaximum in jedem der beiden Bogen liegt, später aber, nachdem die undulirende Nutation aufgehört hat, nur noch ein Wachsthumsmaximum in der nutirenden Region sich findet.

Die Versuche Wiesner's sind ausgeführt, indem die bezüglichen Pflanzenstengel an einer Seitenkante, um den Zuwachs der neutralen Achse zu messen, mit äquidistanten Marken versehen und deren Entfernung nach je 24 Stunden gemessen wurde. Aus den mit Keimpflanzen von Phaseolus multiflorus, Soja hispida, Vicia faba, Pisum sativum angestellten Versuchen führe ich hier einige Messungen an dem epicotylen Stengelglied von Vicia faba an, das seiner ganzen Länge nach mit Marken von 2 mm Distanz versehen worden war. Die 4 unteren so markirten Zonen wuchsen überhaupt nicht mehr, für die folgenden Zonen geben die Verticalreihen die nach je 24 Stunden erreichte Länge an. Die jeweiligen Maxima sind durch fettgedruckte Zahlen ausgezeichnet.

Unten								Oben
2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0
2,1	2,2	**2,3**	2,1	2,0	2,0	2,0	2,0	**2,1**
	2,2	2,8	**3,2**	3,0	2,0	2,0	2,0	**2,8**
	2,3	2,9	3,5	**3,6**	2,8	2,2	2,4	**3,0**

1) Vgl. die Angaben auf p. 82.

2) Die undulirende Nutation d. Internodien 1878, p. 26, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 77, Abth. 1.

Abschnitt III. **Rankengewächse und Schlingpflanzen.**

§ 46. Nicht wenige Pflanzen, deren Achsenorgane in zu geringem Grade tragfähig sind, um aufrechten Wuchs zu gestatten, erheben sich über den Boden, indem sie andere Pflanzen, Mauern, Felsen u. s. w. als Stützen benutzen. Während wir nun Pflanzen ausser Acht lassen, welche einfach auf geneigten Flächen oder über Buschwerk sich ausbreiten, halten wir uns hier an Ranken- und Schlingpflanzen, also an Pflanzen, die ein speziell dem Klettern angepasstes Bewegungsvermögen besitzen.

Die bekanntlich, wie Hopfen, Bohnen u. s. w., um Stützen sich schraubig windenden Schlingpflanzen erreichen ihren Zweck vermöge der rotirenden Nutation. Trifft der so bewegte Sprosstheil auf eine Stütze, so umschlingt er diese aus wesentlich ähnlichen Gründen, wie ein geschwungenes Seil, das sich mit dem freien Ende spiralig oder schraubig um eine Stange windet, auf welche es aufschlägt. Um das Umschlingen zu erzielen, bedarf es also bei solchen Schlingpflanzen nur der Hemmung der Circumnutation durch die Stütze, während der Contact bei Ranken als Reiz wirkt und das Umschlingen der Stütze herbeiführt, indem das Wachsthum auf der berührten Seite verlangsamt wird. Für die Ranken hat also die Circumnutation nur in so weit Bedeutung, als dadurch der Contact der reizbaren Organe mit einer Stütze herbeigeführt wird.

Eine scharfe Trennung zwischen Pflanzen, die mit oder ohne Hülfe reizbarer Organe klettern, ist aber nicht wohl durchzuführen. Denn gelegentlich wirken auch Circumnutation und Reizbarkeit zusammen, und die zugleich reizbaren Stengel von Lophospermum scandens und Cuscuta würden vielleicht ohne Reizbarkeit eine Stütze als Windepflanzen umschlingen. Ueberhaupt sind verschiedene und wohl auch zugleich einige Mittel zum Zwecke des Kletterns nutzbar gemacht, und unter diesen Mitteln gibt es auch solche, in denen ein besonderes Bewegungsvermögen der das Anheften vermittelnden Organe nicht wesentlich für das Erfassen der Stütze in Betracht kommt. Dieses ist u. a. bei den Pflanzen der Fall, welche Ch. Darwin [1]) Haken- und Wurzelkletterer nennt. Bei den ersteren hängen sich hakenförmig ausgebildete Organe an Zweige u. s. w. an, und bei den Wurzelkletterern dienen die Wurzeln als Haftorgane, indem sie hakenförmig gekrümmt sind oder in Spalten sich eindrängen, oder durch ein klebriges Secret an ein Substrat sich anheften. Letzteres Mittel ist übrigens auch bei einigen reizbaren Ranken wirksam.

Zum Ranken und Schlingen sind morphologisch verschiedenwerthige Organe ausgebildet. Bekanntlich unterscheidet man zwischen Blatt- und Stengelranken, und auch manche Wurzeln wirken mehr oder weniger wie Ranken. Dem Winden sind namentlich Achsenorgane angepasst, doch gibt es auch schlingende Blätter, wofür z. B. die Wedel von Lygodium scandens ein ausgezeichnetes Beispiel liefern. Auch unter niedern kryptogamischen Gewächsen finden sich einige Pflanzen, die mit ihren Thallomen eine Stütze umschlingen, doch sind diese Objecte bisher keinem eingehenderen Studium unterworfen worden.

---

1) Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen 1876, p. 2 u. 140.

Begreiflicherweise sind die auf eine Stütze angewiesenen Pflanzen nicht gleich gut zum Klettern eingerichtet, und in dieser Hinsicht mehr oder weniger vollkommen ausgebildete Pflanzen finden sich sowohl unter den Schlingpflanzen als auch unter den Rankenträgern. Sind die Schlingpflanzen gut geeignet, an glatten Stämmen emporzusteigen, so vermögen Ranken auch an Spalieren und überhaupt an Stützen zu klettern, an denen Schlingpflanzen sich nicht oder nur mangelhaft erheben. Kommt die Ausscheidung eines klebrigen Secretes hinzu, so gelingt mit diesem Mittel das Klettern an Mauern wohl auch solchen Pflanzen, die den nur auf Umschlingen einer Stütze angewiesenen Pflanzen unzugänglich sind. Diese kurzen Andeutungen, auf welche ich mich hier beschränke, genügen, um darzuthun, dass, je nach der Lebensweise der Pflanze, dieses oder jenes Mittel das dem Zwecke des Kletterns am besten dienliche ist. Im Allgemeinen scheinen übrigens Rankengewächse schneller und sicherer als Schlingpflanzen zu fassen, und auch weniger leicht als diese die einmal gewonnene Stütze wieder zu verlieren.

Je ausgedehnter die Nutation ist und ein je grösseres Areal der Sprossgipfel durchläuft, um so höher ist natürlich die Wahrscheinlichkeit des Erfassens einer Stütze. Es gilt dieses ebensowohl für die Schlingpflanzen, als für die Rankengewächse, bei denen zumeist nicht nur der wachsende Spross, sondern auch die Ranke ansehnlich nutirt, und zuweilen unterstützt noch die tägliche Bewegung des Ranken tragenden Blattes die Circumnutation[1]. Findet die Pflanze auf diese Weise keine Stütze, so werden ihr allmählich auch noch ferner gelegene Stützen zugänglich. Denn mit dem Wachsthum der Pflanze wird zunächst ein längeres Sprossstück bogig überhängend, und bestreicht somit einen grösseren Umkreis während der rotirenden Nutation. Sollte damit kein zum Klettern geeigneter Haltepunct getroffen werden, so senkt sich freilich der Spross bis auf den Boden, aber indem er hier einen Stützpunct findet, erhebt sich nun wieder die circumnutirende Spitze. Nöthigenfalls kann sich dieses Spiel noch einigemal wiederholen, und so wird endlich auch eine ursprünglich fern gelegene Stütze der Ranken- oder Schlingpflanze zugänglich.

Derselben Pflanze können auch gleichzeitig verschiedene Mittel zum Klettern zur Verfügung stehen. In der That winden die Stengel nicht weniger Pflanzen, deren Blätter wie Ranken reizbar sind und Stützen umschlingen. Wo diese rankenden Blätter die Form der Laubblätter mehr oder weniger bewahrten, bei Darwin's Blattkletterern, findet sich nicht selten eine solche Vereinigung, die indess auch bei Vorhandensein fadenförmiger Ranken vorkommt, wie z. B. bei manchen Arten des Genus Bignonia. Begreiflicherweise ist bei den einen Pflanzen das Vermögen zu schlingen, bei den andern die Fähigkeit des Rankens besser ausgebildet, und bei verschiedener Beschaffenheit der Stützen wird die Pflanze das einemal wesentlich mit Hülfe ihrer Ranken, das anderemal vorwiegend mit Hülfe ihres schlingenden Stammes klettern.

Da hier die Ranken- und Schlingpflanzen der vermittelnden Bewegungsvorgänge halber behandelt werden, so kann auf eine Schilderung der besonderen und zweckentsprechenden Eigenheiten einzelner Pflanzen nicht eingegangen werden. Ein reiches Material in dieser Hinsicht bietet Darwin's Werk, Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen, 1876. Unserem Zwecke entsprechend werden im Folgenden das Schlingen und das

1) So bei Mutisia clematis nach Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 90.

Ranken, als zwei besondere Bewegungsvorgänge, getrennt behandelt, und finden die Vorgänge, in welchen an demselben Organ Schlingen und Ranken vereinigt sind, im Anschluss an die rankenden Pflanzen ihre Besprechung. Beispiele für graduelle Abstufung der Befähigung, zu schlingen oder zu ranken, werden die folgenden Paragraphen bieten, in denen aber nicht besonders geschildert werden kann, in wie weit für gegebene Pflanzen Schlingen und Ranken verschiedener Organe nutzbringend zusammenwirkt.

A. Schlingpflanzen.

§ 47. Schlingpflanzen klettern bekanntlich, indem sie eine Stütze schraubig umwinden, und zwar halten wir uns hier allein an diejenigen Pflanzen, welche vermöge der rotirenden Nutation, ohne dass eine durch den Contact mit der Stütze erzielte Reizbewegung mitwirkt, winden. Bei typischen Schlingpflanzen, wie u. a. beim Hopfen, bei der Bohne, bei der Zaunwinde, wird der Stengel in mehr oder weniger steilen Schraubenwindungen um die Stütze geschlungen, und dieser sind jedenfalls die von ältern Stengeltheilen gebildeten Windungen eng angepresst (vgl. Fig. 24). Dasselbe kann auch für die jüngeren, noch wachsenden Internodien, und selbst für die Sprossspitze zutreffen. Die letztere ist aber keineswegs immer der Stange angedrückt, entfernt sich vielmehr gelegentlich, wie auch die jüngsten Internodien, von der Stütze und führt nunmehr Circumnutationen aus, durch welche sie zeitweise wieder der Stange angepresst wird, jedoch diese bei manchen Pflanzen auch nur selten erreicht.

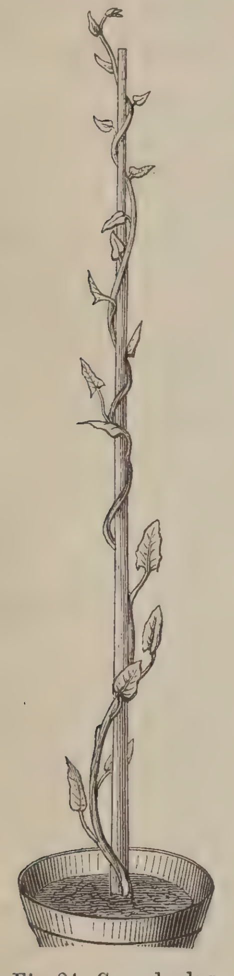


Fig. 24. Convolvulus arvensis (verkleinert).

Ungetrübter treten die Circumnutationen an den über die Spitze der Stange ragenden Sprossgipfeln hervor. Diese sind jetzt während ihrer rotirenden Bewegungen schief aufrecht oder horizontal gerichtet, hängen aber endlich in einem Bogen nach abwärts, indem der Stengel durch das mit der Verlängerung gesteigerte abwärts ziehende Gewicht herabgebogen wird (vgl. II, p. 199).

Diese Circumnutation, an der immer eine Anzahl wachsender Internodien und oft ein beträchtlich langes Stengelstück Theil nehmen, ist nun die Ursache des Windens, sobald der sich bewegende Spross mit irgend einer Flanke auf eine vertical stehende Stange trifft. Denn vermöge der nach derselben Richtung fortschreitenden Bewegung wickelt sich der Spross in wesentlich analoger Weise um die Stütze, wie ein im Kreise geschwungenes Tau, das man an eine Stange anschlagen lässt, und das sich um diese natürlich auch in einer aufsteigenden Spirale schlingt, wenn neben der horizontalen zugleich eine verticale Componente auf die Bewegung wirkt.

Das Winden ist also von der durch entsprechendes Wachsthum erzeugten circumnutirenden Bewegung abhängig, und Winden tritt ein, sobald diese Bewegung in entsprechender Weise aufgehalten wird. Ist aber eine dünne Stütze,

etwa ein Eisendraht oder ein Bindfaden geboten, so legen sich die Windungen zunächst nicht an, da jede Pflanze nur Windungen von einem gewissen, spezifisch verschiedenen Durchmesser bildet, der übrigens wesentlich ansehnlicher sein kann, als der Durchmesser eines gewöhnlichen Eisendrahtes. Mit der Zeit freilich pressen sich die Windungen auch einer sehr dünnen Stütze an, indem sie durch entsprechendes Wachsen steiler werden, also sich aus analogem Grunde verengern, wie die Windungen einer Spiralfeder, die gewaltsam in die Länge gezogen wird.

Diese Streckung der Windungen wird durch die geotropische Eigenschaft der Stengeltheile veranlasst, vermöge der diese bestrebt sind, sich vertical zu stellen, und, sofern die Pflanze aufrecht bleibt, dieses auch erreichen, wenn die dünne Stütze aus den Windungen entfernt wird. Bleibt aber die Stütze, so pressen sich die Windungen mit einer dem Wachsthum, resp. den bezüglichen Componenten entsprechenden Kraft an, und diese ist ausreichend, um aus dünnem Papier geformte Hohlcylinder zusammenzudrücken[1].

Die positiv geotropische Eigenschaft der jugendlichen Stengeltheile hat übrigens schon Einfluss auf die Richtung des noch freien circumnutirenden Sprosstheils, und ist ebenso mitentscheidend für die Steilheit der sich eben bildenden Windungen, die bei manchen Pflanzen flacher, bei andern steiler ausfallen. Uebrigens hat eine Stütze, deren Durchmesser den Diameter der von der Pflanze angestrebten Schraubenwindungen übertrifft, auf den Neigungswinkel dieser schon während des Windens Einfluss, und fernerhin werden die Schraubenwindungen natürlich um so steiler, je dünner die Stütze ist, welcher sie sich anzulegen haben. Wird zuvor die Stütze entfernt und strecken sich demgemäss die Stengel gerade, so erhält der Stengel für jede Windung einen Torsionsumgang, wie dieses ja auch zutrifft, wenn man eine Sprungfeder, unter Vermeidung der Retorsion, so weit auszieht, dass der Drath gerade gestreckt wird. Diese Torsion verbleibt in etwas älteren Stengeltheilen, in jüngeren Sprosstheilen wird sie dagegen ausgeglichen, und in den gerade gestreckten Internodien beginnt von neuem die rotirende Nutation[2].

Da die Stütze nur durch entsprechende Hemmung der bisherigen freien Nutationsbewegung Veranlassung zur Bildung der Windungen gibt, so entstehen diese auch dann, wenn der nutirende Sprosstheil an irgend einer Stelle festgehalten ist, z. B. indem er mit der Rückseite an einen Stab geklebt wird. Die Bildung der Windungen verläuft nun nach de Vries[3] in derselben Weise, wie beim Umschlingen einer dünnen Stütze, die ja auch zunächst frei in den weiteren Windungen steht, und gerade so, wie nach Entfernung dieser Stütze, gleichen sich fernerhin die frei gebildeten Windungen aus, indem sie zunächst steiler und enger werden. Die Eigenschaft der Pflanzen, zunächst nur Windungen von einem bestimmten, aber spezifisch verschiedenen Durchmesser, diese aber auch dann zu bilden, wenn der circumnutirende Sprosstheil an irgend einer Stelle festgehalten wird, kann man sich gleichfalls an einem im Kreise

---

1) Mohl (Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 118) schloss diesen Druck aus den Krümmungen, die ein als Stütze benutzter Bindfaden erfuhr. De Vries (Arbeit. d. Würzb. Instituts 1837, Bd. I, p. 327) fand, dass die Windungen sich sogleich verengten, wenn die Stütze aus den jugendlichen gewundenen Stengeltheilen von Phaseolus multiflorus entfernt wurde.

2) De Vries, l. c., p. 327 u. 340. 3) L. c., p. 324 u. 339.

geschwungenen dickeren Tau oder an einem Bleidraht klar machen. Wird der bewegte Theil plötzlich an einer Stelle festgehalten, so bildet der freie Theil gleichfalls, auch wenn eine Stütze im Innern fehlt, Spiralen, deren Windungen einen den Verhältnissen entsprechenden Durchmesser haben, denn mit fortschreitender Einkrümmung steigt der Widerstand, welcher sich der ferneren Beugung entgegensetzt. Der Durchmesser der von Schlingpflanzen zunächst gebildeten Windungen ist selbst bei Individuen derselben Art wesentlich verschieden; bei Calystegia sepium fand u. a. de Vries (l. c. p. 326) diesen Diameter zu 1—1,5 cm.

Schon aus dem Mitgetheilten geht hervor, dass das Winden nur Folge der rotirenden Nutation, nicht aber einer durch den Contact mit der Stütze ausgelösten Reizung ist. Wäre eine solche maassgebend, so würden ohne eine Umschlingung der Stütze freie Windungen nicht entstehen, wie es aber thatsächlich der Fall ist, wenn der basale Theil des in Circumnutation begriffenen Sprossgipfels festgehalten wird. Auch haben directe Experimente von Ch. Darwin und de Vries den Mangel an Reizbarkeit noch weiter erwiesen. Wird nämlich gegen eine beliebige Flanke des circumnutirenden Sprosses ein Druck ausgeübt, so erfolgt kein Winden, wenn die Nutationskraft ausreicht, den angedrückten Körper mit im Kreise herumzuführen. So fand es de Vries [1], als die Stütze aus einem Eisendraht bestand, der von dem einen Arm einer einfachen Drehwage herabhing, welche so aufgehängt war, dass ihre Rotationsachse mit der verlängerten verticalen Achse des von der nutirenden Spitze beschriebenen Kegels zusammenfiel. Der Eisendraht wurde jetzt Tage lang von dem nutirenden Sprosse mit herumgeführt, ohne dass irgend ein Winden stattgefunden hätte. Dasselbe beobachtete auch Ch. Darwin [2], als er eine kleine Holzgabel so an den nutirenden Spross band, dass nur gegen eine Flanke ein Druck ausgeübt wurde, und auch bei wiederholtem Reiben des Sprosses konnte dieser Forscher eine Reizkrümmung der zum Winden befähigten Stengeltheile nicht bemerken.

Bei gleicher Behandlung der Ranken und der reizbaren Stämme von Lophospermum ist eine Reizkrümmung leicht zu constatiren (II, § 49). Ein Einwand aber, dass bei Schlingpflanzen vielleicht nur eine Flanke reizbar sei, ist nicht zu machen, da mit der rotirenden Nutation die vorausgehende Kante dauernd wechselt, und es beim Schlingen ganz gleich ist, welche Kante auf die Stütze trifft. Uebrigens sah auch Palm [3] bereits das Winden der Schlingpflanzen als eine Folge der rotirenden Nutation an, ohne gerade unbedingt beweisende Belege vorzubringen, während Mohl [4] irrigerweise eine Reizbarkeit des schlingenden Gipfels annahm.

Die Richtung der Nutation bestimmt natürlich auch die Richtung des Windens, und zwar sind die meisten Pflanzen links (d. h. entgegen dem Laufe des Uhrzeigers und der Sonne) gewunden, wie z. B Phaseolus, Convolvulus sepium, Ipomoea purpurea, Menispermum canadense, Aristolochia sipho, Periploca

---

1) L. c., p. 321. 2) Kletternde Pflanzen 1876, p. 12.

3) Ueber das Winden d. Pflanzen 1827, p. 20 u. 97.

4) Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 112. — Auch Dutrochet (Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 2, p. 163) scheint einen Contactreiz für Schlingpflanzen anzunehmen.

graeca. Dagegen sind Humulus lupulus, Tamus elephantipes, Lonicera caprifolium und periclymenum Beispiele rechts windender Pflanzen [1]. Die Windungsrichtung ist meist constant, kann jedoch auch für verschiedene Individuen derselben Art different ausfallen, und bei manchen Pflanzen wird wohl auch derselbe Stengel theilweise rechts, theilweise links gewunden gefunden. Als zu der ersten Categorie gehörig lernte schon Dutrochet [2] Solanum dulcamara kennen. Umwendung der Windungsrichtung kommt u. a. gelegentlich an Ipomoea jucunda und Hibbertia dentata, häufiger an Loasa aurantiaca, Scyphanthus elegans und wohl auch Tropaeolum tricolorum vor [3].

Eben weil bei den meisten, insbesondere bei den ausgezeichnetsten Windepflanzen, die Nutation eine bestimmte Richtung einzuhalten pflegt, thun dieses auch die Windungen. Uebrigens sind Umwendungen der circumnutirenden Nutation an nicht windenden Pflanzen verbreitet und kommen, wie bemerkt, auch einigen Schlingpflanzen zu. Freilich ist ein Winden ausgeschlossen, wenn durch Umkehrung der Nutation die um eine Stütze geschlungenen Internodienstücke jedesmal wieder abgewickelt werden, sobald dieses aber nicht zutrifft, kann begreiflicherweise Winden ausgeführt werden. Trotz wiederholter Umkehr der Nutation windet aber nach Darwin [4] Hibbertia dentata gleichsinnig in der Richtung weiter, nach welcher die relativ ausgiebigeren und beständigeren Nutationsbewegungen ausgeführt werden. Natürlich werden sich in diesem Falle jüngere Sprosstheile von der Stütze mit Umkehrung der Nutation abwickeln, doch bedarf es solcher Umkehrung nicht, um zu erreichen, wie es ja allgemein die Schlingpflanzen zeigen, dass zeitweise die ganze Sprossspitze der Stütze angepresst ist, zeitweise von dieser die jüngern Internodien mehr oder weniger weit abstehen. Dieses tritt eben ein, wenn die der Stange zugewandte Flanke relativ gefördert wächst, die Fortdauer der Circumnutation führt dann aber immer wieder die abstehende und eine Kegelfläche beschreibende Sprossspitze an die Stütze von Zeit zu Zeit zurück.

Die verschiedenen Umstände, welche es herbeiführen, dass nicht alle Pflanzen, denen rotirende Nutation zukommt, zum Winden befähigt sind [5], sollen hier nicht eingehend discutirt werden. Bemerkt ist übrigens schon, wie eine häufigere Umwendung der Circumnutation das Zustandekommen von Windungen verhindern kann, und begreiflicherweise wird solches erreicht, wenn der Elongationswinkel des rotirenden Sprosses zu klein ist oder dieser zu sehr gestreckte Ellipsen beschreibt. Der nur geringeren Circumnutation halber pflegt die Fähigkeit zu winden bei ausgezeichneten Schlingpflanzen dem ersten oder den ersten Internodien der Keimpflanzen und der aus Rhizomen oder aus oberirdischen Stämmen sich entwickelnden Triebe abzugehen, die zum Theil, wie bei Hopfen, Bohne, nicht unerhebliche Länge erreichen, jedoch kräftig genug sind, um ohne Stütze sich aufrecht zu erhalten [6].

Bestimmte Achsentheile sind ausserdem bei manchen Pflanzen unfähig,

---

1) Weitere Beispiele bei Mohl, l. c., p. 125; Palm, l. c., p. 28, und in den citirten Schriften von Ch. Darwin und de Vries.

2) L. c., p. 163. 3) Ch. Darwin, l. c., p. 27 u. 47. 4) L. c., p. 47.

5) Es war dieses schon Mohl (l. c., p. 112) und Dutrochet (l. c., p. 157) bekannt.

6) Mohl, l. c., p. 104; Ch. Darwin, l. c., p. 4 u. 26.

eine Stütze zu umschlingen. So winden u. a. nur die Seitenzweige von Tamus elephantipes[1]), und nach Darwin[2]) ist bei einer kletternden Species von Asparagus nur der Hauptspross, bei Combretum argenteum sind nur dünne, aus den Hauptzweigen entspringende Sprosse zum Winden bestimmt. Ferner sind nach Léon[3]) gewisse Varietäten von Phaseolus multiflorus keine Schlingpflanzen, und nach einigen Erfahrungen scheinen auch einzelne Pflanzen nur bei gewissen äusseren Culturbedingungen Windepflanzen zu werden. Denn nach Darwin[4]) entwickelten sich zwei Arten von Ceropegia und Ipomoea argyroides in England cultivirt als Schlingpflanze, während sie in ihrem Heimathsland, im trockenen Südafrica, nicht winden, und auch hinsichtlich Asclepias nigra und vincetoxicum führt Darwin Angaben an, die einen Einfluss des Standortes, resp. der hierdurch erzielten Wachsthumsverhältnisse auf die Fähigkeit zu schlingen vermuthen lassen.

Als unzweifelhafte Windepflanzen sind bisher nur Gefässpflanzen bekannt, doch mögen wohl fernere Erfahrungen auch schlingende niedere Pflanzen kennen lehren. Wenn nach Palm[5]) längere Fäden von Chantransia sich um Stützen schlingen oder wenn gelegentlich die Rhizoiden von Catharinea undulata[6]) sich gegenseitig umschlingen, so muss für diese und andere Fälle doch noch näher untersucht werden, ob solches ohne Mitwirkung einer Reizbarkeit zu Stande kommt. Ohne solche scheinen übrigens Fäden von Spirogyra princeps sich zuweilen zu umschlingen, wenn sie in feuchte Luft ragen[7]). Zur Zeit sind auch mit Sicherheit abwärts windende Glieder nicht bekannt und, wie schon bemerkt, führen namentlich Stengel-, doch auch einige Blattorgane Windungen aus.

Die Circumnutation ist schon II, § 42 behandelt und hier auch darauf hingewiesen, dass dieselbe gerade bei den Schlingpflanzen sehr ausgebildet ist und den überhängenden Sprosstheil verhältnissmässig regelmässig in Kreisen oder Ellipsen herumführt. Bei den meisten Schlingpflanzen ist nach Darwin (l. c., p. 4) der nutirende Sprosstheil aus 2—3 in Streckung begriffenen Internodien, bei Hoya carnosa aber z. B. aus 7 Internodien zusammengesetzt. Bei dieser Pflanze fand Darwin einen 32 Zoll langen Gipfeltheil nutirend, und ein freier Schössling des Hopfens beschrieb Kreise von 19 Zoll Durchmesser.

Da der Spross während der Circumnutation um seine Achse rotirt, so wird jede beliebige Flanke an die Stütze treffen können, immer aber wird derselbe Erfolg erreicht. Dass die Flanken in der That gleichwerthig sind, hat de Vries (l. c., p. 329) direct gezeigt, indem er nach Entfernung der Stütze die schon gebildeten Windungen sich wieder ausgleichen liess und dann dafür sorgte, dass eine andere Flanke an die von neuem gebotene Stütze anschlug. Ein frei nutirender Sprossgipfel pflegt übrigens einen Umlauf in kürzerer Zeit auszuführen, als die Ausbildung eines Windungsumgangs in Anspruch nimmt. Ein solcher wurde nach Darwin (l. c., p. 13) von einem Spross der Ceropegia in $9\frac{1}{2}$ Stunden gebildet, der zuvor in 6 Stunden einen Nutationsumlauf vollendet hatte; Aristolochia gigas brauchte zu einer Circumnutation ungefähr 5 Stunden, bedurfte aber $9\frac{1}{4}$ Stunden zur Vollendung einer Spiralwindung um eine Stütze. Ohne näher die hierbei ins Gewicht fallenden mechanischen Momente zu discutiren, sei darauf hingewiesen, dass wohl auch die mit dem Umschlingen verbundenen Erschütterungen eine Rolle mitspielen mögen, da, wie Darwin zeigte, künstliche Erschütterungen die freie Circumnutation verlangsamen. Ferner ist von Bedeutung, dass nach Darwin ein Umlauf mehr Zeit in Anspruch nimmt, wenn ein Theil des activen Sprossgipfels fixirt ist und also nur eine kürzere Sprossspitze sich bewegen kann.

Heliotropismus. Bei der Abhängigkeit des Windens von der Circumnutation müssen alle Beeinflussungen dieser auch im Winden bemerklich werden. Ohne weiter äussere Agentien in dieser Hinsicht zu besprechen, sei hier darauf aufmerksam gemacht, dass nach

---

1) Mohl, l. c., p. 4. 2) L. c., p. 32. 3) Citirt nach Darwin, l. c., p. 32.
4) L. c., p. 33. 5) Das Winden d. Pflanzen 1827, p. 44.
6) Vgl. die Abbildungen bei Schimper, Rech. sur les mousses 1848, Tab. 4, Fig. 15 u. 16.
7) Hofmeister, Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg 1874, Jahrg. 30, p. 226.

Dutrochet und Darwin (l. c., p. 31) Sprosse nach dem Abschneiden langsamer circumnutiren[1]. Bemerkenswerth ist ferner die geringe heliotropische Empfindlichkeit der zum Winden bestimmten Sprosse, welche zumeist keine Krümmung gegen ein Fenster zeigen, wenn sie auch dauernd einseitiges Licht von diesem her erhalten. Immerhin kommt eine gewisse heliotropische Wirkung bei manchen Pflanzen darin zum Ausdruck, dass die Bewegung ungleich schnell vor sich geht, je nachdem sie der Lichtquelle zu- oder abgewandt ist. Bei ausgezeichneten Windepflanzen ist dieser Unterschied durchgehends gering. Nach den während eines ganzen Tages fortgesetzten Beobachtungen an 3 jungen Pflanzen von Ipomoea caerulea und an 4 Pflanzen von Ipomoea purpurea fand Darwin[2] überhaupt keinen Unterschied, denn im Mittel aus allen 22 Umläufen wurde bei Bewegung nach dem Licht hin ein Halbkreis in 73,95 Minuten durchlaufen, während 73,5 Minuten als Mittelwerth für die vom Licht hinweggehende Bewegung nöthig waren. Doch scheinen nach vorausgegangener Verdunklung die ersten Umläufe am Morgen eine beschleunigte Bewegung nach dem Licht hin zu besitzen. Denn in dieser Richtung wurde der erste Halbkreis am Morgen in 76,8 Minuten durchlaufen, während 63,1 Minuten für den die Pflanze vom Licht hinwegführenden Halbkreis nöthig waren (Mittel aus den Beobachtungen an 7 Pflanzen).

Auf die gleichfalls einem positiven Heliotropismus entsprechende Begünstigung der Bewegung deuten auch Darwin's Beobachtungen an Wistaria sinensis. Nach den über den ganzen Tag sich erstreckenden Bewegungen bedurfte es im Mittel 117, resp. 122 Minuten, um einen dem Licht zugewandten, resp. von diesem abgewandten Halbkreis zu durchlaufen. Diese Mittelwerthe ergeben für die freie Circumnutation von Lonicera brachypoda für einen nach dem Licht hinführenden Halbkreis 229,5 Minuten, für den vom Licht hinwegführenden Halbkreis 202,4 Minuten. Frühere Beobachtungen Darwin's[3], nach welchen der Unterschied für die dem Licht zustrebenden und für die von diesem hinwegstrebenden Bewegungen ansehnlicher scheinen, übergehe ich, da Darwin dieselben in seinem neuesten Werke als unzureichend ansieht. Gewiss werden ausgedehntere Untersuchungen auch in dieser Hinsicht graduelle Differenzen kennen lernen. Auf eine heliotropische Empfindlichkeit deuten auch Mohl'sche[4] Beobachtungen, deren Causalität noch näher aufzuhellen ist. Gewisse Pflanzen nämlich vermochten eine Stütze recht wohl zu umschlingen, wenn sie während einer vom Licht hinwegzielenden Bewegung auf dieselbe trafen, während diese Umschlingung nicht gelang, wenn die Sprosse in entgegengesetzter Bewegung begriffen waren, sich also der Schattenseite der Stütze anzulegen hatten. — In dem freilich zu den Wurzelkletterern zu zählenden Epheu ist der hier vortheilhafte negative Heliotropismus ausgebildet.

Geotropismus. Die Bedeutung von Geotropismus und Eigengewicht für Gestaltung der nutirenden Sprossspitze und für Winden ist schon im Allgemeinen angedeutet worden. Wie an dem auf den Boden gesenkten Spross die nun unterstützte Spitze sich aufrichtet, erhebt sich auch der windende Sprosstheil und bildet um die Stütze eine Schraubenwindung, weil mit dem Umschlingen und der so erzielten Verkürzung des frei schwebenden Stengeltheils das abwärts beugende statische Moment verringert wird. Vermöge der Erhebung der Spitze eines auf den Boden gesenkten Sprosses kann jene nun wohl auch diesen herabhängenden Spross als Stütze zum Emporwinden benutzen. Ferner wird gelegentlich auch eine zum Aufrechthalten ausreichende Tragfähigkeit erreicht, indem einige Aeste einer Schlingpflanze sich gegenseitig umwinden.

Als Erfolg des positiven Geotropismus haben wir gleichfalls schon das nachträgliche Steilerwerden der Windungen kennen gelernt, ein Erfolg, vermöge dessen die jüngeren Sprosstheile an der Stütze hinaufgeschoben und, wenn diese nicht lang genug ist, von der

---

1) An solchen Pflanzen scheinen häufiger Windungen ohne Erfassen einer Stütze zu entstehen. Uebrigens kommt dieses auch an mit der Mutterpflanze in Verband gebliebenen Sprossen vor. Mohl, l. c., p. 105; Darwin, l. c., p. 13; de Vries, l. c., p. 325.

2) The power of movement of plants 1880, p. 451. Vgl. über den Heliotropismus der Schlingpflanzen auch Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 38.

3) Kletternde Pflanzen 1876, p. 32. — Einige Beobachtungen auch bei Palm, l. c., p. 67, und Dutrochet, l. c., p. 317.

4) L. c., p. 120.

Stange abgeschoben werden. Durch dieses Hinaufschieben können aber auch schon gebildete Windungen, analog wie eine Sprungfeder durch Compression, erweitert werden. Eine solche Erweiterung erfahren zunächst nach Darwin (l. c., p. 14) sehr gewöhnlich die schon gebildeten Windungen.

Eine Folge des geotropischen Aufwärtswachsens ist es auch, dass horizontale oder bis zu einem gewissen Grade geneigte Stützen nicht mehr umschlungen werden. In Versuchen Mohl's (l. c., p. 132) durfte ein ausgespannter Bindfaden nicht unter 20°, resp. unter 40° gegen die Horizontale geneigt sein, damit Ipomoea purpurea, resp. ein Bohnenstengel denselben noch umschlingen konnte. Einer weiteren Erklärung bedarf dieses Verhalten nicht, das sich ja als naturgemässe Folge davon ergibt, dass der um eine verticale Achse rotirende Sprossgipfel eine horizontale Stütze nicht mehr fasst und demgemäss auch eine Sprossspitze nicht weiter windet, wenn die Stütze horizontal gestellt wird.

Dicke der Stützen. Während, wie bemerkt, jede noch so dünne, vertical stehende Stütze umschlungen wird, obgleich sich die Windungen zunächst nicht anlegen, darf die Stütze eine spezifisch und individuell verschiedene Dicke nicht überschreiten, wenn noch Umschlingen gelingen soll. Mohl (l. c., p. 134) sah Phaseolus multiflorus noch um 3—4 Zoll dicke Stangen, nicht aber um 9 Zoll dicke Stangen winden. Lonicera periclymenum schlingt nach Darwin (l. c., p. 29) noch um Stämme von $4^1/_2$ Zoll Durchmesser, und manche tropische Schlingpflanzen winden sich sogar um viel dickere Stämme. Als ein Beispiel individueller Verschiedenheit sei Wistaria chinensis erwähnt, die de Vries um Stützen von über 6 Zoll Durchmesser winden sah, während Darwin eine im Topf gezogene Pflanze nicht zum Umschlingen von 5—6 Zoll dicken Stützen bringen konnte.

Offenbar bewirken verschiedene Ursachen, dass Stützen einer gewissen Dicke nicht umschlungen werden, unter anderem werden Länge und Neigung des nutirenden Sprossgipfels, sowie der Durchmesser der frei sich bildenden (also um eine sehr dünne Stütze entstehenden) Windungen von Bedeutung sein. Schlägt z. B. eine Schlingpflanze an eine dicke Stütze an und ist der Durchmesser der in Folge der Nutationshemmung entstehenden Windung derart, dass die Sprossspitze nicht auf die entgegengesetzte Seite der Stange geführt, sondern einer der Contactstelle näher gelegenen Flanke angepresst wird, so wird sich dieselbe an der Stütze vorbeischieben, indem ausserhalb dieser eine freie Windung entsteht. Weiter mag wohl auch die in dem angepressten Theil fortdauernde rotirende Nutation ein Umwinden dicker Stützen hindern, indem jedesmal eine Entfernung der wachsenden Sprosstheile von der Stütze erreicht wird, ehe ein Umschlingen gelingt. Es würde das ein ähnliches Phänomen sein, wie es Darwin (l. c., p. 17) für Ceropegia Gardnerii beschreibt, eine Pflanze, deren weit überhängender circumnutirender Sprossgipfel sich an einem Stab hinaufschob, um immer wieder nach einiger Zeit zurückzufallen.

Von den angedeuteten Verhältnissen hängt es auch im Wesentlichen ab, wie sich die Pflanze gegenüber den in einiger Distanz neben einander stehenden Stäben benimmt, ob sie nur einen oder einige gemeinschaftlich umwindet[1]. Auf das Verhalten gegenüber flachgedrückten und überhaupt nicht runden Stützen soll hier nicht weiter eingegangen werden[2]; übrigens lässt sich der Erfolg im Allgemeinen aus dem Gesagten leicht ableiten. Die Form der Stütze hat also jedenfalls einige Bedeutung, im Uebrigen aber ist die Qualität des als Stütze dienenden Materials gleichgültig, obgleich eine gewisse Unebenheit von einigem Vortheil für die Befestigung (nicht das Umwinden) der mit Klimmhaaren versehenen Schlingpflanzen sein kann. Aeltere Anschauungen, welche der Stütze wohl auch eine besondere Anziehungskraft beilegten, sind durch Mohl (l. c., p. 72) längst widerlegt.

Weiteres über die Mechanik bei dem und nach dem Umschlingen.

§ 48. Während in jungen Internodien, auch nachdem dieselben eine Stütze umschlungen haben, Torsionen ganz fehlen oder wenigstens sehr schwach sind, bilden sich solche in etwas älteren Internodien aus, in denen deshalb zuvor gerade Längsleisten oder entsprechend aufgetragene Tuschstriche schraubig um

1) Einige Mittheilungen bei Mohl, l. c., p. 117. 2) Vgl. Mohl, l. c., p. 115.

die Achse gewunden sind. Diese Torsionen entstehen zum Theil schon, während die bezüglichen Stengeltheile noch energisch in die Länge wachsen, nehmen aber häufig noch zu, nachdem das Längenwachsthum ganz oder fast erloschen ist, so dass sie häufig erst in ausgewachsenen Internodien voll ausgebildet zu finden sind[1]. Die Zahl und die Steilheit der Torsion ist spezifisch und individuell verschieden. Während z. B. im Internodium von Aristolochia glauca nach Mohl nur ein Torsionsumgang sich findet, pflegen deren 3—6 in einem Internodium von Ipomoea purpurea zu entstehen. Solche Torsionen sind übrigens nicht auf Schlingpflanzen beschränkt, bei denen sie freilich im Allgemeinen ansehnlich ausgebildet werden, aber auch dann entstehen, wenn die Pflanze überhaupt nicht zum Winden kommt, ja in diesem Falle sogar weitergehen können als an den Pflanzen, die eine Stütze erreichten[2]. An letzteren sind Windungen und Torsionen meist gleichsinnig gerichtet, doch trifft solches nicht in allen Fällen zu. Eine Varietät von Phaseolus vulgaris besitzt z. B. nach Léon eine den Windungen entgegengesetzte Torsion, und nicht allzuselten setzt die Torsionsrichtung in denselben oder in aufeinanderfolgenden Internodien um, während die Pflanze dauernd nach einer Richtung gewunden ist[3].

Diese Torsionen entstehen unabhängig von der Circumnutation und sind nicht die Ursache dieser und des Windens. Es lehren dieses schon die Pflanzen, in deren gewundenen Stengeln keine[4] oder eine den Windungen entgegengesetzte Torsion ausgebildet ist, und ausserdem zeigen Versuche, dass rotirende Nutation und das Winden fortdauern, wenn die etwas älteren Internodien unverrückbar fixirt sind, und dass während dieses Windens die jungen Internodien nicht tordiren. Anderseits kommt aber auch ohne Winden und Circumnutation, z. B. wenn die jungen Sprosstheile entfernt sind, Torsion in älteren Internodien zu Stande[5]. Mohl sah irrigerweise die Torsion in den älteren Internodien als Ursache des Windens an, während dieses von Palm richtig als eine Folge der Circumnutation angesprochen wurde[6].

Freilich müssen die Torsionen in älteren Stengeltheilen unvermeidlich einen gewissen Einfluss auf den Verlauf der Circumnutation und damit auf das Winden haben. Jedenfalls wird ja eine solche Torsion bestrebt sein, den jugendlichen Sprosstheil im Kreise herumzuführen, wie einen Zeiger, der an einer um die eigene Achse sich drehenden Stange angebracht ist. Ist also diese Torsionsdrehung der Circumnutation gleich gerichtet, so beschleunigt sie letztere, während sie im anderen Fall dieselbe verlangsamt, indess nicht aufhebt oder umwendet, da normalerweise einige Nutationsumläufe vollendet sind, ehe ein Torsionsumgang im Stengel sich bildet[7]. Ausserdem werden die Torsionen bestrebt sein, die jugendlicheren, auch die an die Stütze angelegten Inter-

---

1) Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen 1827, p. 106; de Vries, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 351.

2) Vgl. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 6; de Vries, l. c., p. 331.

3) Vgl. Darwin, l. c., p. 6; Mohl, l. c., p. 149; Palm, Ueber das Winden d. Pflanzen 1827, p. 30 u. 95; de Vries, l. c., p. 333.

4) Beispiel bei Darwin, l. c., p. 6.

5) De Vries, l. c., p. 333.

6) Vgl. II, p. 189.

7) Darwin, l. c., p. 5; de Vries, l. c., p. 332.

nodien, um die Achse rotiren zu machen, und diesen Umstand müssen wir bei näherer Betrachtung der Gestaltung der Sprossspitze ins Auge fassen.

Die Sprossspitze, auch die der Stütze nicht anliegende, pflegt gegen diese während des Windens mehr oder weniger concav gekrümmt zu sein [1]. Da nun während der Circumnutation und ebenso während des Windens in den jugendlichen Stengeltheilen keine Torsion entsteht, dieselben dieserhalb also in einer dem Winden entgegengesetzten Richtung sich um ihre Achse drehen und die vorausgehende Kante dauernd wechselt [2], so muss also die Concavität der Spitze dadurch erhalten werden, dass die jeweilige Rückseite des Sprossgipfels in relativ gefördertem Wachsthum begriffen ist.

Die für die Erhaltung der Concavität der Spitze maassgebenden, voraussichtlich in gegebenen Fällen graduell verschieden bedeutsamen Factoren sind wohl kaum allseitig befriedigend dargelegt. Jedenfalls kommen in Betracht das durch das Gewicht der Spitze auf die tragenden Internodien ausgeübte Torsionsmoment, dann die Achsendrehungen, welche einmal durch die Nutationsbewegungen und ferner durch die Torsionen in etwas älteren Internodien erzielt werden. Nehmen wir eine Pflanze an, die links windet und deren ältere Internodien gleichsinnig tordiren, so werden die aus dieser Rotation entspringenden Achsendrehungen linkswendig sein, während die durch Circumnutation erzielten Drehungen rechtsläufig sind, und in letzterem Sinne sucht auch das Eigengewicht der concaven und horizontal gerichteten Spitze diese nach abwärts zu drehen. Der Erfolg dieser angestrebten Drehungen und die eigenen Nutationskrümmungen der Spitze müssen dann eben in einem solchen Verhältniss stehen, dass die Concavität der Spitze dauernd nach der Stütze gerichtet bleibt [3].

Torsionen als Folge eines durch das Gewicht von Blättern u. s. w. erzielten mechanischen Drehungsmomentes werden wir in § 74 (Bd. II) als verbreiteter kennen lernen. Dass solche Torsion durch das Gewicht der Knospe u. s. w. auch an Windepflanzen wirksam ist, geht aus Versuchen von de Vries (l. c., p. 333) hervor, in denen Sprosse von Convolvulus sepium während des Umschlingens einer Stütze eine Torsion in den jüngeren Internodien ausbildeten, welche nach Entfernung der Knospe und der Blätter dieser Stengeltheile unterblieben. Freilich ist nicht untersucht, ob der Erfolg nur der verminderten Belastung zufällt oder durch andere Umstände, z. B. durch die Verwundung, veranlasst wurde. Derartige rückwirkende Beeinflussungen müssen jedenfalls als möglich ins Auge gefasst werden. Nach Harting [4] soll übrigens eine Entfernung der Endknospe des Hopfens eine Vermehrung der Torsionen im Gefolge haben.

Die anderweitigen Torsionen im Stengel sind wesentlich autonomen Ursprungs. Da mit dem Anpressen des Stengels an die Stütze der durch entsprechendes Wachsthum angestrebten Torsion gewisse Hemmungen entgegentreten, so wird verständlich, warum die nicht um eine Stütze gewundenen Exemplare einer Pflanzenart nicht selten reichlicher Torsionen bilden, als die um eine Stütze geschlungenen Individuen. Solche Hemmungen werden schon durch das feste Anpressen der Schlingpflanze an die Stütze erzielt und der einer Torsion entgegentretende Widerstand wird noch durch Klimmhaare, Blätter u. s. w., die sich gegen die Stütze stemmen [5], vermehrt. Ist nun das Stück eines Pflanzenstengels

---

1) De Vries, l. c., p. 323. — Vgl. auch Darwin, l. c., p. 10.

2) Vgl. II, § 46; ferner Darwin, l. c., p. 128; de Vries, l. c., p. 336.

3) De Vries, l. c., p. 337.

4) Linnaea 1847, Bd. 19, p. 502.

5) Vgl. Darwin, l. c., p. 14; de Vries, l. c., p. 334. — Dutrochet's Annahme (Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 2, p. 163), dass Torsionsrichtung und Blattstellungsrichtung gleichsinnig seien, trifft nicht immer zu, wie van Tieghem zeigte (Annal. d. scienc. naturell. 1872, V. sér., Bd. 16, p. 357).

an zwei entgegengesetzten Puncten genügend festgehalten, während das zwischenliegende Stück tordiren kann, so müssen in diesem nothwendig (wie an Ranken, die gefasst haben, II, § 49) gegenläufige Torsionen entstehen. Das Vorkommen solcher ist von verschiedenen Forschern constatirt, und de Vries (l. c., p. 336) hat gezeigt, dass durch Festhalten der Sprosstheile die Entstehung solcher gegenwendigen Torsionen hervorgerufen werden kann.

B. Ranken.

§ 49. Wenn auch hier alle die Pflanzen behandelt werden sollen, welche vermöge reizbarer Organe Stützen erfassen, so wollen wir uns doch in diesem Paragraphen zunächst an die typischen Ranken halten, wie sie u. a. Pisum sativum. Lathyrus-Arten und andere Leguminosen, Cobaea scandens, Bignonia, Eccremocarpus, ferner Cucurbitaceen, Passiflora, Vitis, Cardiospermum halicacabum besitzen. Es sind dieses bekanntlich Stengel- oder Blattgebilde von mehr oder weniger fadenförmiger Gestalt, doch werden wir noch späterhin Blattkletterer zu nennen haben, deren rankende Blätter und Blattstiele die Gestalt der Laubblätter bewahrten, auch sind bei Leguminosen gewöhnlich nur gewisse Theile des Blattes in fadenförmige Ranken umgewandelt.

Treffen reizempfängliche Ranken auf eine Stütze, dann wird diese umschlungen, indem der Contact eine relative Verlangsamung des Wachsens auf der be-

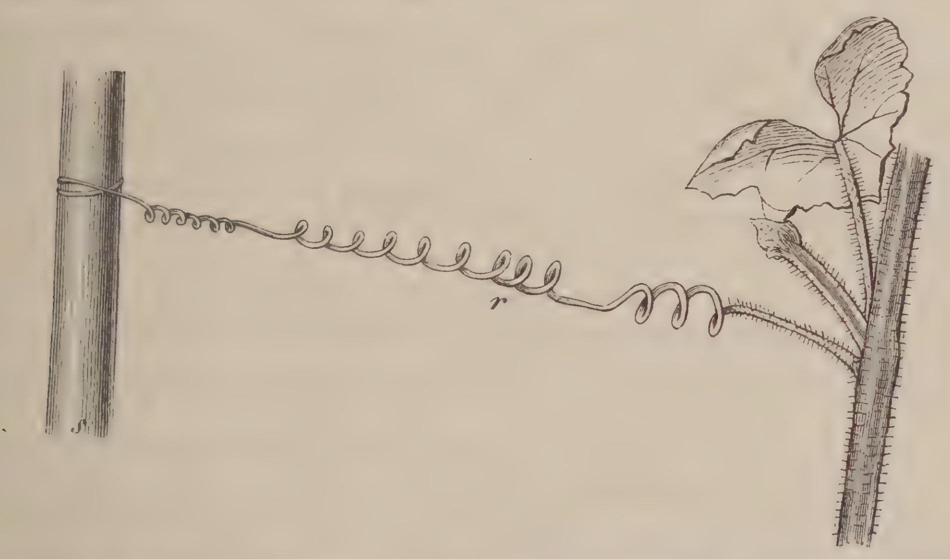


Fig. 25. Bryonia dioica. Die Ranke *r* hat die Stütze *s* umschlungen und im freigebliebenen Theil korkzieherartige Einrollungen mit zwei Wendepuncten gebildet.

rührten Seite veranlasst. Nach dieser Befestigung erfolgt an vielen Ranken eine korkzieherartige Einrollung des freien Theils, vermöge dessen die Pflanzen näher an die Stütze herangezogen werden (Fig. 25). Die Erreichung einer Stütze wird, wie schon in § 46, Bd. II bemerkt wurde, durch die gleichzeitige Circumnutation des Stengels und der Ranken begünstigt, doch geht auffallende rotirende Nutation bei Lathyrus aphaca den Ranken, bei Lathyrus grandiflorus den Ranken und Stengeln ab, an den Ranken von Vitis und einigen andern Pflanzen begünstigt dagegen der negative Heliotropismus das Erfassen einer Stütze. Auch ohne solche besonderen Mittel sind die durch Wachsthum, durch

Wind u. s. w. erzielten Bewegungen ausreichend, um die Ranken gelegentlich zum Anschlagen an die in einiger Entfernung befindlichen Stützen zu bringen [1]).

Die zum Umfassen einer Stütze erforderliche Reizbarkeit ist nur in Ranken gewisser Entwicklungsstadien vorhanden, sie fehlt den zu jugendlichen Ranken, und geht endlich mit dem Alter in ausgewachsenen Ranken verloren. Im Allgemeinen tritt die Reizempfänglichkeit mit oder einige Zeit nach der auffälligen Circumnutation ein, die z. B. an den Ranken von Cobaea scandens und Passiflora punctata schon ansehnlich ist, ehe sie reizbar werden; bei den Ranken von Echinocystis geht dann die Reizbarkeit erst verloren, nachdem die Circumnutation schon einige Zeit erloschen ist [2]).

Der basale Theil der Ranken ist zumeist wenig oder nicht empfindlich. Ferner ist bei den meisten Ranken nur eine Flanke reizbar, doch lernte Darwin [3]) die Ranken von Cobaea scandens und von Cissus discolor als auf beiden Seiten empfindliche, also nicht anisotrope Objecte kennen, und auch die Blattstiele der Blattkletterer pflegen allseitig reizbar zu sein. Die Spitze der meisten Ranken ist mehr oder weniger concav gekrümmt, und bei den anisotropen Ranken ist die concave Flanke die empfindliche. Von dieser aus scheint die Reizbarkeit nach der Rückenseite hin allmählich abzunehmen, so dass die seitlichen Flanken an manchen Ranken noch gewisse Empfindlichkeit besitzen. Demgemäss vermögen anisotrope Ranken wohl auch noch Stützen zu umfassen, wenn sie an diese mit einer Seitenflanke sich anlegen [4]), während sie keine Einkrümmung zeigen, sobald nur gegen die Rückenseite eine Stütze gedrückt wird, von der sie vermöge der rotirenden Nutation sich fortbewegen können [5]). Die allseitig empfindlichen Ranken hingegen schlingen sich auch um eine an die convexe Flanke angelegte Stütze. Uebrigens bestehen hinsichtlich der Anisotropie Uebergänge. Denn Mohl [6]) fand ausnahmsweise die Ranken von Pisum sativum auch auf der Rückseite empfindlich, die der Regel nach nicht oder kaum reizbar ist [7]).

Trifft nun die Ranke auf eine feststehende Stütze, auf einen beweglichen Faden oder wird auf die reizbare Flanke ein Stückchen Drath befestigt, so bewirkt der Contact eine relative Wachsthumsverlangsamung an der reizbaren Flanke, die zur endlichen Umschlingung der Stütze führt. Schon durch die Einkrümmung an der Contactstelle kommen weiter spitzenwärts gelegene Partien mit der Stütze in Berührung, die nunmehr direct gereizt werden, ausserdem pflanzt sich der Reiz von der Contactstelle aus nach beiden Seiten eine gewisse Strecke fort. Diese Reizfortpflanzung ist aus der concaven Einkrümmung der nicht berührten Stellen unmittelbar ersichtlich und scheint bei empfindlichen Ranken am weitgehendsten, ausserdem an etwas älteren Ranken ansehnlicher als an jugendlichen zu sein. An den Ranken des Kürbis consta-

---

1) Näheres bei Darwin, Kletternde Pflanzen, 1876.

2) Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 83 u. 134. Mohl (Ranken und Schlingpflanzen 1827, p. 65) nahm irrig an, die Reizbarkeit trete erst nach Vollendung des Längenwachsthums ein.

3) L. c., p. 132. 4) Mohl, l. c., p. 64. 5) Darwin, l. c., p. 121.

6) L. c., p. 65.

7) Darwin, l. c., p. 88. Die Ranken von Mutisia (p. 91) besitzen Ranken, deren Flanken empfindlicher als an vielen anderen anisotropen Ranken sind.

tirte u. a. de Vries[1]) eine bemerkliche Reizkrümmung bis in 4—5 mm von der Contactstelle entfernte Zonen. Weiterhin werden wir auch noch kennen lernen, dass die Contactreizung die schraubige Einrollung des frei bleibenden Theils der Ranke beschleunigt.

Wird der berührende Körper entfernt, so schreitet noch einige Zeit die Einkrümmung fort, dann tritt eine rückgängige Bewegung ein, und wenn zeitig genug die Stütze beseitigt wird, vermögen die noch wachsenden Ranken eine leichte Krümmung und selbst ganze Windungen wieder auszugleichen[2]). Dabei bleibt die Ranke fortwährend gegen einen neuen Reiz empfindlich, und Darwin konnte eine Ranke von Passiflora gracilis im Laufe von 54 Stunden 21 Mal bis zur hakenförmigen oder spiraligen Einkrümmung reizen und sich jedesmal wieder gerade strecken lassen.

Eine Reizung wird durch Contact mit einem beliebigen festen Körper erzielt, während Berührung mit Wasser oder auch Besprengung mit Wassertropfen, so dass diese mechanische Erschütterungen der Ranken erzielen, nicht als Reiz wirkt[3]). Von der Empfindlichkeit der Gelenke von Mimosa pudica sind die Ranken darin unterschieden, dass in den Gelenken ein einzelner Stoss die volle Reizbewegung auslöst, die Ranken aber einer anhaltenden Berührung (Druck) eines festen Körpers bedürfen. Indess bestehen in dieser Hinsicht doch verbindende Zwischenglieder, wie aus § 51, Bd. II zu ersehen ist, in dem eine Uebersicht der verschiedenen durch Contact erzielten Bewegungsvorgänge sich findet.

An den sehr empfindlichen Ranken, wie an denen von Passiflora gracilis und Sicyos angulatus reicht schon eine einmalige Berührung hin, um eine merkliche Einkrümmung zu erzielen. Als empfindlichste Ranke lernte Darwin[4]) die von Passiflora gracilis kennen, die schon hakenförmig wurde, wenn ein Stückchen Platindrath von 1,23 mgr, oder ein Stückchen baumwollenen Garns von 2,02 mgr sanft auf die concave Spitze gelegt wurde. Bei vielen andern Ranken genügten Schleifen von 4,05 mgr Gewicht, in der Ranke von Cissus discolor brachte eine Garnschleife von 4,62 mgr keinen Erfolg hervor, während eine solche von 9,25 mgr reizend wirkte[5]). Uebrigens sind auch die Blattstiele vieler Blattkletterer sehr empfindlich, und eine Schleife von 4,05 mgr genügte gleichfalls, um die Blatttheile von Gloriosa superba zu reizen[6]). An den empfindlichen Ranken von Passiflora konnte Darwin schon 25 Secunden nach einer Berührung eine deutliche Bewegung bemerken. Solche tritt auch schnell nach einer leichten Reibung ein, auf die weniger reizbare Ranken gleichfalls nur langsamer reagiren. So verstrich, ehe ein merklicher Erfolg hervortrat, bei den Ranken von Dicentra thalictrifolia $1/2$ Stunde, von Smilax $1\,1/4$—$1\,1/2$ Stunden, und bei Ampelopsis bedurfte es noch längerer Zeit[7]).

---

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 306.

2) Darwin, l. c., p. 119 u. 131; de Vries, l. c., p. 306. — Diese Reizausgleichung entdeckte Gray, Edinb. new philos. Journ. 1859, 10, p. 307.

3) Darwin, l. c., p. 119. 4) L. c., p. 131. 5) Darwin, l. c., p. 110.

6) Darwin, l. c., p. 405.

7) Während solcher Einkrümmungen dauert die Circumnutation fort. Diese kann deshalb auch unter Umständen eine noch wenig eingekrümmte Ranke von der berührenden Stütze entfernen. — Bei Anhängen von Schleifen wird übrigens nach Darwin (l. c., p. 63 u. 118) die

Bei Bryonia dioica, Vitis vinifera und mehren andern Pflanzen findet man gelegentlich zwei Ranken, die sich gegenseitig umfassen, dagegen führt bei Echinocystis lobata und Bryonia dioica nach Darwin[1]) eine Berührung zweier Ranken derselben Pflanzenart nicht zum Umfassen. Der Grund für dieses Verhalten ist unbekannt, und ebenso ist nicht erklärt, warum eine Ranke von Echinocystis auf einem Theil ihrer Bahn, nämlich dann, wenn sie an den Spross derselben Pflanze anzuschlagen droht[2]), vorübergehend steif und reizunempfänglich wird.

Fasst eine Ranke eine Stütze, so windet sich das ganze freie Ende um diese in einer Spirallinie auf, seltner fallen dabei zwei Windungen übereinander, wohl aber kann die Ranke sowohl aufwärts als abwärts winden, und zwei Ranken derselben Pflanze können zwei entgegengesetzte Windungsrichtungen einhalten[3]). Aber auch auf das basale Stück der Ranke wirkt der Contactreiz, und dem Bestreben nach Aufwinden, wird nur dann nicht Folge geleistet, wenn ein Hemmniss in dem Zuge liegt, der durch die Ausspannung der Ranke zwischen Stütze und Stamm erreicht wird. In der That bilden sich einige Windungen in basipetaler Richtung, wenn man, wie es de Vries[4]) that, die Ranke um eine leichte Papierhülse schlingen lässt, die, frei gemacht, durch diese basipetal entstehenden Windungen dem Stamme genähert wird.

Die sehr reizbaren Ranken legen sich auf den dünnsten Stützen an, bei weniger reizbaren indess verengen sich die Windungen nur bis zu einem gewissen Grad, und nach Sachs[5]) bilden z. B. die Ranken von Vitis vinifera um Stützen, deren Durchmesser nicht 2—3 mm erreicht, lockere Windungen. Uebrigens kommt hierbei auch in Betracht, dass mit steigender Dicke der Ranke die Längendifferenz der concaven und convexen Seite grösser werden muss. Damit steht auch in Zusammenhang, dass sich dickere Ranken den Seitenflächen flach gedrückter Stützen nicht anlegen, während sich dünne und reizbare Ranken selbst aus Blech geschnittenen Streifen allseitig anschmiegen[6]).

Stösst eine Ranke an ein Brett, so stemmt sich gegen dieses die in Folge des Reizes sich einkrümmende Spitze und bildet, indem sie die Ranke zurückschiebt, vor dem Brette eine Spiralwindung. Aus gleichem Grunde werden zu dicke Stützen nicht mehr umfasst[7]), und so erklärt es sich auch, dass Ranken um dünnere Stützen in regelmässigen Schraubenwindungen sich anlegen, während diese um dickere Stützen hin und hergebogene Linien bilden. Beim Umschlingen dieser heben sich eben zeitweise einzelne Stellen der Ranke bogig ab, um dann fernerhin unter Bildung eines aufwärts oder abwärts gewandten Bogens der Stütze sich wieder anzupressen[8]).

Eine Ranke vermag auch auf einer runden Stütze die Spitze fortzuschieben, und Darwin[9]) beobachtete u. a., dass eine Ranke von Echinocystis lobata end-

---

erzielte Einkrümmung noch einige Zeit theilweise oder ganz ausgeglichen, also die Reizwirkung mit der Fortdauer des Reizes abgeschwächt.

1) L. c., p. 101, 119, 132. 2) Darwin, l. c., p. 101. 3) Mohl, l. c., p. 80 u. 142.
4) L. c., p. 304. 5) Lehrbuch, IV. Aufl., p. 842.
6) Mohl, l. c., p. 82. 7) Mohl, l. c., p. 81.
8) De Vries, l. c., p. 307. Werden diese seitlichen Ausbiegungen sehr verstärkt, so kann es unter Umständen den Schein erwecken, als seien die Windungen nach zwei Seiten gerichtet. 9) L. c., p. 102.

lich 2—3 Windungen um eine Stütze bildete, die so aufgestellt war, dass die Ranke zunächst nur eine die Stütze nicht ganz umfassende Windung zu Stande bringen konnte. Während dieses Fortrückens sah Darwin die Ranke nicht immer an allen Stellen der Stange anliegen, so dass die Fortbewegung mit einer Art von Schlängeln verknüpft ist, das wohl aus dem noch fortdauernden Längenwachsthum der Ranke, im Verbande mit dem Bestreben, engere Windungen zu bilden, entspringen mag.

Dieses Streben der Ranken nach Verengerung spricht sich in dem Druck aus, den schon Mohl[1]) aus dem Zusammenknittern umschlungener Blätter erschloss, und den man mit de Vries darthun kann, indem man die Ranken einseitig aufgeschnittener Papiercylinder umwinden und durch Druck verengern lässt. Als eine Folge dieses Strebens nach Verengerung der Windungen, vermehrt sich nach der Herausnahme der Stütze Zahl und Durchmesser der Windungen, und de Vries fand u. a., dass eine um eine 6 mm dicke Stange in $5\frac{1}{2}$ Windungen geschlungene Kürbisranke nach dem Isoliren 8 engere Windungen bildete.

Viele Ranken verkürzen sich einige Zeit, nachdem sie die Stütze erfassten, und ziehen so die Pflanze an diese näher heran, können aber natürlich auch einen umschlungenen Körper fortziehen. Ausgezeichnete Ranken bilden während dieses Zusammenziehens mehr oder weniger Schraubenwindungen in dem zwischen Stütze und Pflanze ausgespannten Stück, und nur bei wenigen Ranken unterbleibt eine derartige Contraction, die aber den Blattkletterern abgeht[2]). Hat eine Ranke nicht gefasst, so windet sie sich freilich nach längerer Zeit auch von der Spitze aus zu einer Spirale oder Schneckenlinie auf, allein das verhältnissmässig verspätete Eintreten dieser Einrollung zeigt an, dass letztere durch den Contactreiz beschleunigt wird. Ohne einen solchen unterbleibt denn auch in einigen Fällen, wie bei Vitis vinifera, Bignonia, Ampelopsis hederacea die Einrollung der Ranken[3]). Uebrigens beginnt die Einrollung auch der gereizten Ranken nicht, bevor dieselben ihrer endlichen Länge sich nähern, ist deshalb aber doch gegenüber den nicht an eine Stütze gelangten Ranken sehr beschleunigt. So fand u. a. Darwin an einer zu $\frac{2}{3}$ ausgewachsenen Ranke von Passiflora quadrangularis, die eine Stütze erfasste, nach 2 Tagen die erste Spur einer Zusammenziehung, und nach 2 weiteren Tagen mehrere Spiralen, während eine gleichartige Ranke, die keinen Gegenstand ergriff, erst nach 10 Tagen bogig wurde und in 2 weiteren Tagen eine Spirale bildete. Weitere Folgen eines in das freibleibende Rankenstück sich fortpflanzenden Contactreizes werden im folgenden Paragraphen besprochen.

Aus übrigens rein mechanischen Gründen bilden sich an der an einer Stütze befestigten Ranke entgegengesetzte Windungen in dem frei gebliebenen Stück aus, und hierbei entstehen bei längeren Ranken öfters einige Wendepuncte (siehe Fig. 25, p. 213). Diese bilden sich, weil die Spitze der Ranke nicht rotiren kann, wie es als Folge der Entstehung der Windungen angestrebt

1) L. c., p. 63. 2) Vgl. Darwin, l. c., p. 122.

3) Darwin, l. c., p. 125. — An den verzweigten Ranken von Echinocystis lobata kommt nach Darwin (p. 123) die Einrollung an den Zweigen zu Wege, welche eine Stütze fassten.

4) Darwin hat 5, Léon bis 7 Wendepuncte an einer Ranke gesehen. Darwin, l. c., p. 127. — Die richtige Deutung wurde schon von Mohl (l. c., p. 79) gegeben.

wird, und unterbleiben deshalb an den nicht an eine Stütze geketteten Ranken. Solche Wendepuncte kommen z. B. auch dann zu Stande, wenn man das eine Ende eines Taues festknüpft und nun durch Drehung des andern Endes Windungen erzeugt.

Krümmen sich die Ranken in Folge einer Reizung, so wird die concave Flanke, wie aus den Messungen von de Vries[1]) hervorgeht, entweder merklich verkürzt oder nimmt an Länge zu, während die convexe Flanke eine Verlängerung erfährt, jedoch auch nach einer Mittheilung Darwin's[2]) auf gleicher Länge verharren kann, denn Ranken von Echinocystis lobata bildeten 2—3 Windungen um einen Stab, ohne dass die Distanz der auf der Aussenseite der Ranke angebrachten Marken sich änderte. Im Allgemeinen wird eine Verlängerung der Concavseite nur an schnell wachsenden Ranken eintreten, deren Zuwachsbewegung ausreicht, um die durch die Einkrümmung erstrebte Verkürzung zu eliminiren, und so können beim Vergleich verschiedener Ranken derselben Pflanze die einen eine Verlängerung, die andern eine Verkürzung der concaven Flanke ergeben. Ebenso verhalten sich die Ranken bei dem durch epinastisches Wachsthum erzielten freiwilligen Einrollen.

Alle diese Einrollungen sind nach de Vries[3]) Folgen entsprechender Turgoränderungen, die entweder durch den Reiz erzielt werden oder sich, bei der freiwilligen Einrollung, im Entwicklungsgang der Pflanze einstellen. Wird nämlich durch eine kurz dauernde Reizung eine geringe Krümmung erzielt, so wird diese beim Einlegen in Salzlösung wieder völlig ausgeglichen, während eine weitergehende und länger anhaltende Krümmung nur theilweise durch Plasmolyse verschwindet, in den ausgewachsenen Ranken aber sich gar nicht mehr ändert, da nunmehr durch Wachsthum die Einkrümmung fixirt ist, welche anfänglich allein durch Dehnung der Zellwandungen entstand. Ebenso wie mit den um eine Stütze gebildeten Windungen verhält es sich mit den zwischen Stütze und Basis auftretenden Schraubenwindungen und mit der freiwilligen Einrollung der Ranken. Während eine Ranke eine durch kurz dauernde Reizung aufgedrängte Krümmung ausgleicht, stellt sich beiderseitig ein ungefähr gleicher Turgor her, so dass ein Einlegen in Salzlösungen die Gestalt der Ranke wenig oder gar nicht ändert. Nach völligem Rückgang aber wird die Turgordehnung wieder höher auf der convexen Oberseite, die überhaupt in wachsenden Ranken einen höheren Turgor dauernd bewahrt, bis endlich mit dem ausgewachsenen Zustand diese Differenz ausgeglichen ist. Auch dieses macht sich dadurch bemerklich, dass ein Einlegen in Salzlösungen die sonst convexe Oberseite der Ranke concav macht.

Entsprechend den in der Zelle bestehenden oder hergestellten osmotischen Fähigkeiten beschleunigt und vermehrt eine Injection mit Wasser die durch Reizung inducirten Krümmungen, indem eben der vermehrte Wasservorrath die osmotischen Fähigkeiten besser auszunützen gestattet[4]). Durch den Reiz wird

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 314.

2) Kletternde Pflanzen 1876, p. 138.

3) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 509. — Ueber die plasmolytische Methode vgl. II, § 52.

4) De Vries, Sur l'injection des vrilles, 1880, u. Sur l. causes d. mouvements anatomiques, 1880, beide sind Separatabz. aus Archives Néerlandaises, Bd. 15.

offenbar eine grössere osmotische Differenz hergestellt, als bei der freiwilligen epinastischen Einrollung, denn diese wird durch Wasserinjection weit weniger beschleunigt, als eine durch Contact erzielte Reizkrümmung. Auf die rückkehrende Bewegung, während welcher eine Turgordifferenz nicht vorhanden ist, hat auch die Wasserinjection keinen bemerklichen Einfluss.

Ob nun diese durch Reizung veranlasste Turgordifferenz durch eine relative Abnahme der osmotischen Leistungsfähigkeit des Inhaltes der Zellen auf der Concavseite oder durch eine Steigerung dieser Leistungsfähigkeit auf der convexen Kante oder durch Combination beider Vorgänge zu Stande kommt, ist noch nicht entschieden. De Vries scheint allerdings die Ursache in Zunahme der osmotischen Leistung der Convexseite zu suchen, doch sind zu solcher Annahme zwingende Argumente nicht beigebracht. Freilich würde diese Auffassung gerechtfertigt sein, wenn in der durch Reizung sich einkrümmenden Zone die Wachsthumsschnelligkeit in der neutralen Achse eine Beschleunigung erführe, und so scheint es allerdings nach den unten mitgetheilten Versuchen von de Vries, in denen die Verlängerung auf der concaven und convexen Flanke der nach Reizung eingekrümmten Zone und in den oberhalb und unterhalb liegenden gerade bleibenden Partien der Ranke gemessen wurde. Dagegen muss das Wachsthum in der neutralen Achse jedenfalls dann verlangsamt sein, wenn, wie es Darwin fand, die convex werdende Flanke während der Einkrümmung der Ranke sich nicht verlängert.

Somit ist es noch fraglich, ob in der bei anisotropen Ranken allein reizbaren Seite die Turgorkraft, analog wie bei Mimosa, in Folge des Contacts abnimmt, oder ob in der an sich nicht reizbaren Rückenseite, durch Wechselwirkung mit der Vorderseite der Ranke, eine Steigerung der osmotischen Leistung veranlasst wird. Hierbei habe ich natürlich nur den thatsächlichen Erfolg der Reizung im Auge und lasse ausser Acht, dass in jedem Falle, auch ohne eine Reizbewegung, die osmotische Arbeitskraft in einer wachsenden Zelle absolut steigen muss, wenn mit der Volumzunahme derselbe Turgor erhalten bleiben soll. Uebrigens bieten vielleicht die Ranken selbst hinsichtlich der besprochenen Fragen gewisse Differenzen, und wenn eine Turgorsenkung auf der Vorderseite die Ursache einer Reizbewegung sein sollte, so muss deshalb die freiwillige epinastische Einrollung nicht auf dieselbe Weise zu Stande kommen.

Plasmolytische Versuche. Von den zahlreicheren, von de Vries ausgeführten Versuchen, in denen bestimmt wurde, in wie weit die durch Reizung erzeugten Krümmungen durch Einlegen in eine 20procentige Chlornatriumlösung ausgeglichen wurden, führe ich hier ein Experiment mit den Ranken von Sicyos angulatus an[1]). Die Ranken wurden hierbei durch Anlegen einer dünnen Stütze zum Einkrümmen gebracht, darauf abgeschnitten und plasmolysirt (Tabelle s. umstehend, oben).

Bei Nr. 1 und 2 waren die Windungen völlig ausgeglichen und zudem krümmte sich der Gipfel der Ranke, wie der nicht gereizten Ranken, mit der Oberseite concav. Während der Turgordehnung hatte also hier kein Wachsthum stattgefunden, das indess in Nr. 3—5 schon eingegriffen hatte, da die Windungen nur zum Theil durch Plasmolyse verschwanden. Aehnliche Resultate wurden mit Ranken von Cucurbita pepo, Echinocystis lobata und Bryonia dioica erhalten.

In Versuchen, in denen das zwischen Stütze und Stamm ausgespannte Stück von Sicyos angulatus in Salzlösung gebracht wurde, gingen unter anderem die in einer jungen

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 511.

	Dauer der Berührung	Zahl der Windungen vor der Plasmolyse	nach der Plasmolyse
Nr. 1	1/4 Std.	1/4	0
» 2	1/2 »	1/4	0
» 3	1/2 »	3/4	1/8
» 4	1/2 »	1 1/8	1/4
» 5	3 »	2 1/2	1

Ranke gebildeten zwei Windungen durch Plasmolyse auf 1 1/2 Windungen zurück, während die 17 Windungen (8 1/2 rechts und 8 1/2 links) einer alten Ranke in der Salzlösung unverändert blieben.

Um den Turgorzustand während der Ausgleichung der Reizkrümmung zu untersuchen, wurden zwei Ranken von Sicyos angulatus mit einem Stabe auf der Vorderseite gerieben und erreichten in etwas mehr als 1 Minute, einschliesslich der Nachwirkung, 1 1/4, resp. 7/8 Windung. Nachdem sie während 1/4 Stunde auf 1/2, resp. 5/8 Windung zurückgegangen waren, kamen sie in Salzlösung. In dieser veränderten sie selbst bei 20stündigem Aufenthalt ihre Krümmung nicht, während ungereizte Ranken die Oberseite concav gekrümmt haben würden.

Injection mit Wasser. Als Beispiel für die Beschleunigung der Einrollung durch Injection mit Wasser führe ich hier einen Versuch von de Vries[1]) mit 3 Ranken von Sicyos angulatus an. Diese kamen während 3 Minuten mit einem Eisendraht in Contact, wurden dann von diesem abgeschnitten und sogleich mit Wasser injicirt. Ohne diese Injection würde die Einkrümmung nach Entfernung der Stütze nur langsam und nicht sehr weit gehend fortgeschritten sein, während durch die Injection sogleich eine sehr beschleunigte Bewegung und die endliche Bildung zahlreicher Windungen veranlasst wurde. Ungereizte Ranken verändern bei Injection mit Wasser ihre Form nicht wesentlich.

	Ranke Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	
Vor der Injection	1	1	3/4	Windung
1 Min. nach Injection	2	2 1/4	1	»
nach weiteren 20 Min.	5 3/4	5 1/2	4	»
» » 5 Std.	6	4 3/4	3 3/4	»
» » 5 Std.	2 1/2			»

Um das Längenwachsthum auf der Ober- und Unterseite während der Krümmung zu bestimmen, brachte de Vries[2]) auf der Rückenseite der geraden Ranken Tuschmarken an, deren Distanz in dem reizbaren Theil 1 mm, in den anderen Theilen 1 cm betrug. Dann liess er die Ranken um eine Stütze meist 1 oder 2 Windungen ausführen, und zwar meist durch Anlegen der Stütze an eine rückwärts von der Spitze gelegene Zone. Die Bestimmung des Zuwachses in dem nicht gewundenen Spitzentheil und Basaltheil erlaubte dann einen Schluss auf die ohne Reizung zu erwartende Zuwachsbewegung in der gewundenen Partie. Die Länge der gerade bleibenden Zone konnte direct mit dem Maassstab gemessen werden, zur Ermittlung der Länge der convexen und concaven Flanke der gewundenen Stücke wurde der innere und äussere Durchmesser der Windungen bestimmt. Hieraus wurde, unter der Annahme, die Windungen seien kreisförmig, der Umfang be-

1) Sur l'injection des vrilles 1880, p. 13 d. Separatabzs.
2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 309.

rechnet, und da die Anzahl der auf der Aussenseite liegenden, ursprünglich um 1 mm von einander entfernten Marken die Länge angab, welche das jetzt eine Windung bildende Stück zu Beginn des Versuches besass, so waren damit die nöthigen Anhaltpuncte gegeben, um die Verlängerung von Innen- und Aussenflanke während des Windens zu bestimmen. Als innerer Durchmesser wurde die Stütze selbst angesehen und der Diameter dieser, sowie der äussere Durchmesser der gewundenen Ranke mittelst einer Mikrometerschraube bestimmt. Auch wurden noch zur Controle Messungen durch Anlegen eines auf Papier gedruckten Maassstabs an die äusseren Windungen und durch Einschiebung eines mit Millimetertheilung versehenen Papiercylinders in die Windungen gemacht, die mit obiger Methode genügend übereinstimmende Werthe lieferten.

In der folgenden Tabelle sind einige der Werthe angeführt, welche de Vries für die um eine Stütze geschlungenen Ranken fand. Das — Zeichen deutet an, dass sich die Innenseite der Windungen um den bezüglichen Werth verkürzte. — Aehnliche Resultate wurden auch für Ranken gefunden, die in Folge eines Reizes freie Windungen bildeten, sowie für die schraubige Einrollung des zwischen Stütze und Basis ausgespannten Theils der Ranke.

	Länge der Ranke	Durchmesser		Beobachtete Dicke der Ranke	Berechnete Länge des		Auf 1 Windung fallende Zahl der ursprünglichen mm-Striche der Ranke	Berechnete Zuwachse auf 1 mm der		Zuwachse am nicht gewundenen Theil der Ranken	
		der Stütze	des äusseren Umkreises der Ranke		inneren Umkreises	äusseren Umkreises		Innenseite d. Windungen	Aussenseite d. Windungen	oberhalb d. Windungen	unterhalb d. Windungen
	mm	mm	mm	mm	mm	mm		mm	mm	pro mm	pro mm
		1,2	2,6		3,77	8,16	3,4	0,1	1,4	0,25	0,15
Cucurbita pepo	120	3,10	4,7		9,72	14,76	9,5	0,0	0,55	0,4	0,05
	170	1,2	2,4	0,6	3,77	7,54	3,9	— 0,05	0,95	0,1	0,05
		1,2	2,8		3,77	8,79	5,0	— 0,25	0,75	0,1	0,1
Bryonia alba	160	0,95	2,1	0,6	2,98	6,59	3,6	— 0,15	0,85	0,15	0,05
Cyclanthera edulis	210	1,2	2,2	0,5	3,77	6,91	3,1	0,2	1,1		
		1,2	2,4		3,77	7,54	5,0	— 0,25	0,5	0,4	0,1
Passiflora alata	210	1,65	2,95	0,65	5,18	9,26	5,1	0,0	0,8	0,2	0,2

Blattkletterer und reizbare Stengel.

§ 50. Von den typischen Rankengewächsen unterscheiden sich die von Darwin Blattkletterer genannten Pflanzen nur dadurch, dass die Organe, vermittelst derer sie klettern, Laubblätter sind, welche ihre Form bewahrten. Diese umschlingen, wie bei verschiedenen Arten von Clematis, Tropaeolum, bei Solanum jasminoides (Fig. 26), bei Fumaria officinalis u. a. mit Hülfe ihrer Blattstiele eine Stütze, oder diese wird von der verlängerten Blattspitze umfasst, wie bei Gloriosa Plantii, Flagellaria indica u. s. w. Uebrigens ist begreiflicherweise zwischen Rankengewächsen und Blattkletterern eine scharfe Grenze nicht zu ziehen, und Corydalis claviculata ist z. B. eine Pflanze, die beiden Categorien zugetheilt werden könnte[1]).

Den sensitiven Blättern kommt meist eine ansehnliche Circumnutation zu, die indess auch stark zurücktreten kann, wie bei Clematis glandulosa, während

1) Näheres bei Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 35.

wieder bei anderen Species dieses Genus die kletternden Blätter ansehnlich circumnutiren. Wird eine Stütze getroffen, so geschieht das Umschlingen wesentlich wie bei den Ranken. Zumeist sind die Blattstiele nur im jungen Zustand empfindlich, dann aber gewöhnlich allseitig sensitiv. Doch weichen bei einigen Arten von Clematis die verschiedenen Theile desselben Blattstiels in ihrer Empfindlichkeit bedeutend von einander ab, und die hakenförmige Blattspitze der Blätter von Gloriosa Plantii ist nur an ihrer unteren Fläche reizbar. Als Reiz wirkt bei diesen Blättern, ebenso wie bei den Ranken, ein anhaltender Contact, und die sensitiven Theile mancher Blattkletterer sind, wie schon im vorigen Paragraphen bemerkt wurde, sehr empfindlich. Eine schraubige Zusammenziehung des zwischen Stütze und Basis liegenden Theils fehlt den Blattkletterern, wurde indess andeutungsweise an Blattstielen von Tropaeolum tricolorum von Darwin beobachtet.

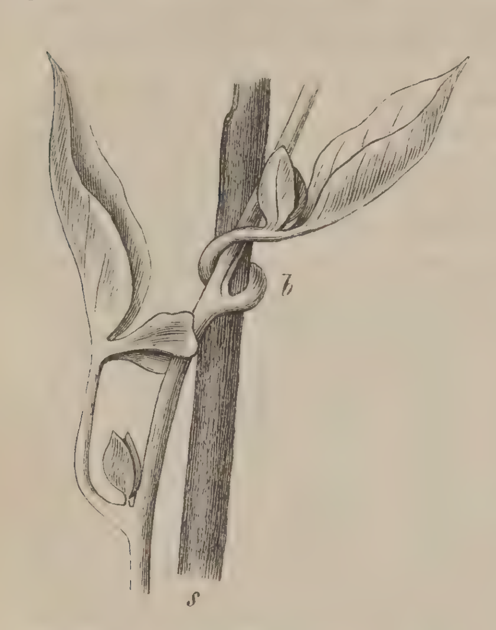


Fig. 26. Solanum jasminoides (nach Darwin). Der Blattstiel *b* hat die Stütze *s* umschlungen.

Als ein Erfolg des Contactreizes und des damit zusammenhängenden Umfassens der Stütze werden bei den Blattkletterern die Blattstiele vielfach dicker und tragfähiger ausgebildet. Den Beginn solcher Verdickung bemerkte Darwin[1]), nachdem die Blattstiele 2—3 Tage mit der Stütze in Contact waren, und endlich kann der Blattstiel doppelt so dick sein, als er ohne Erfassung einer Stütze geworden wäre. Solche Verhältnisse treten u. a. bei Solanum jasminoides (Fig. 26), Clematis calycina, glandulosa u. a. ein, und theilweise geht damit eine ansehnlichere Entwicklung der Gefässbündel Hand in Hand. Ein Erfolg der Reizung, resp. der Umfassung einer Stütze ist ja auch die schraubige Einrollung des zwischen Stütze und Pflanze ausgespannten Rankentheils und vielleicht werden allgemeiner die an einer Stütze befestigten Ranken etwas dicker und tragfähiger. Jedenfalls trifft dieses für die mittelst Haftscheiben sich anklammernden Ranken von Ampelopsis hederacea und Bignonia Tweedyana zu, welche letzteren sogar nach einigen Wochen abfallen, wenn sie keine Stütze fassten, andernfalls aber bald bedeutend tragfähiger werden[2]). Bei Ampelopsis fallen die freibleibenden Ranken etwa 2—3 Wochen nach Erreichung ihrer endlichen Grösse ab, und wenn nur einzelne Aeste nicht fassten, bleibt das Abstossen auf diese beschränkt.

In Folge des Contactreizes bilden sich auch die Haftscheiben aus, welche vermittelst klebender Secrete die Ranken von Ampelopsis hederacea (Fig. 27), Bignonia littoralis, capreolata, Hanburya mexicana an Mauern, Bäume u. s. w. anheften. Dass Contactreiz die Ursache dieser Bildungen ist, wurde schon früher mitgetheilt[3]); ebenso dass an Ampelopsis Veitchii auch ohne Reizung eine

1) L. c., p. 69, 57, 37. 2) Darwin, l. c., p. 69, 113, 135.

3) Vgl. II, p. 152. Weiteres über obige Pflanzen bei Darwin, l. c., p. 72, 74, 104, 112. Nach Naudin (Annal. d. scienc. naturell. 1859, IV sér., Bd. 12, p. 89) entwickelt auch Peponopsis adhaerens (Cucurbitaceae) Haftscheiben.

gewisse Ausbildung der Haftscheiben zu Stande kommt. An den freien Ranken von Ampelopsis hederacea ist auf der Rückseite in der Nähe der Spitze ein kleiner Hügel zu sehen, der durch Contact sich zur Haftscheibe fortbildet, indess entstehen solche gleichfalls an anderen Stellen der Ranke, und an den übrigen eben genannten Ranken ist eine Anlage von Haftscheiben nicht präformirt. Bei Ampelopsis bemerkte Darwin im günstigen Fall schon 42 Stunden nach Beginn des Contactes eine merkliche Schwellung und Anheftung der Spitzen junger Ranken.

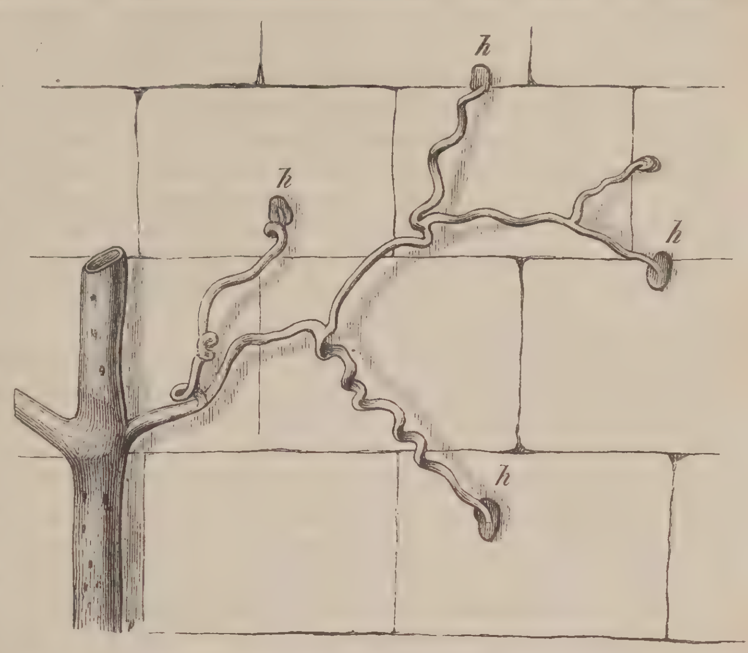


Fig. 27. Ampelopsis hederacea (nach Darwin). Vermittelst der Haftscheiben *h* sind die Rankenäste an einer Mauer befestigt.

Durch Contactreiz wird auch, wie Mohl[1]) zeigte, die Entstehung der Haustorien von Cuscuta und Cassyta veranlasst, vermöge der diese Parasiten die Nahrung aus ihren Nährpflanzen ziehen. In Cuscuta begegnen wir zugleich einer Pflanze, deren offenbar reizbarer Stengel windet. Denn ist auch die Frage hinsichtlich der Reizbarkeit noch nicht endgültig gelöst, so ist doch die Existenz letzterer wohl nicht zweifelhaft, da Cuscuta auch horizontale Stützen umwindet und ihre Windungsrichtung nicht immer mit der Nutationsrichtung übereinstimmt[2]). Ohnehin ist ja auch die Production von Haustorien ein unzweifelhafter Reizerfolg.

Zugleich scheint aber in den successiv entstehenden Stammstücken von Cuscuta die Reizbarkeit zu variiren, denn nach einigen engen, dem Stengel sich anpressenden Windungen entstehen immer einige lockere Windungen, die einer genügend dünnen Stütze sich nicht anlegen und keine Haustorien bilden. Hinsichtlich der Production dieser wird also die Reizbarkeit jedenfalls zeitweise abgestumpft, und es liegt die Annahme nahe, dass ähnliche Unterbrechungen auch bezüglich der zum Umschlingen führenden Reizbarkeit sich einstellen[3]). Uebrigens besitzt auch Lophospermum scandens einen reizbaren, allerdings bei diesem Blattkletterer nicht windenden Stamm[4]), und reizbare Stammorgane bieten ferner die sensitiven Stengelranken.

1) Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen 1827, p. 131. Vgl. ferner Koch, Unters. über die Entwicklung d. Cuscuteen in Hanstein's Botan. Abhandlg. 1874, Bd. 2, p. 121, u. Die Klee- und Flachsseide, 1880.

2) Vgl. Koch, l. c., p. 124. Nach Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen 1880, Thl. 2, p. 37) windet Cuscuta nicht um horizontale Stützen.

3) So schon angenommen von Mohl, l. c., p. 114. Vgl. auch Palm, Ueber d. Winden d. Pflanzen 1827, p. 47.

4) Darwin, l. c., p. 55.

Wie im Näheren die bei Cuscuta sehr lebhafte Circumnutation und Reizbarkeit zusammenwirken, ist noch nicht untersucht. Eine gleichsinnig gerichtete Circumnutation unterstützt offenbar das Umschlingen der Stütze durch eine Ranke, doch vermag diese augenscheinlich mit alleiniger Hülfe der Circumnutation, also ohne eine Reizbewegung, eine Stütze nicht zu umwinden.

Reizbarkeit durch Contact ist, wie aus § 51 (Bd. II) zu ersehen, in geringerem oder grösserem Grade vielfach bei Pflanzen verbreitet, denen jene nicht zur Ergreifung einer Stütze dienstbar ist. Für manche Pflanzen ist es übrigens auch noch unentschieden, ob eine Reizbarkeit beim Anklammern an eine Stütze mitwirkt. Vielleicht, dass solches auch für einige niedere kryptogamische Gewächse zutrifft (vgl. II, p. 208). Ebenso ist es noch fraglich, ob die Luftwurzeln von Vanilla[1]) und eines Philodendron, die Fr. Müller[2]) in Wäldern Brasiliens um Baumstämme geschlungen sah, reizbar sind oder nicht. Weiter ist auch noch zu untersuchen, welche Bedeutung Contact, Feuchtigkeit, Heliotropismus für das Anschmiegen von Luftwurzeln mancher Pflanzen an Mauern und ihre durch klebrige Secrete und Wurzelhaare vermittelte Befestigung haben; ferner, in welchem Grade etwa durch Reiz und die aus der Adhäsion entspringenden mechanischen Hemmungen das Wachsthum solcher Organe beeinflusst wird.

Bei den meisten typischen Ranken ist der Heliotropismus jedenfalls nur gering, und Darwin[3]) fand u. a. für die Ranken von Pisum sativum eine gleich schnelle circumnutirende Bewegung gegen das Licht, als von diesem hinweg. Ebenso soll Cuscuta keinen bemerklichen Heliotropismus der Stengel besitzen[4]). Dagegen bewegen sich die Ranken von Passiflora etwas schneller nach dem Lichte hin[5]), und negativer Heliotropismus ist einigen Ranken zur Erreichung der Stütze nützlich. Dieses gilt für die Ranken von Ampelopsis hederacea und Vitis vinifera[6]), ferner nach Darwin für die von Bignonia capreolata und Eccremocarpus scaber, auch spricht sich ein schwacher negativer Heliotropismus in der nach dem Lichte hin langsamer nutirenden Bewegung der Ranken von Smilax aspera aus[7]).

Zur Ausbildung der Reizbarkeit bedarf es des Zutritts des Lichtes, wenigstens bei Bryonia dioica, nicht, da diese Sachs[8]) an den im Dunkeln entwickelten Trieben sensitiv fand.

In historischer Hinsicht sei hier noch bemerkt, dass eine eingehendere Kenntniss über das Ranken der Gewächse erst mit den im Jahre 1827 erschienenen Arbeiten Palm's und namentlich Mohl's beginnt. Letzterer entdeckte die Reizbarkeit der Ranken durch Contact, erkannte das schraubige Einrollen des nicht windenden Theils, sah übrigens irrig, wie früher bemerkt, das Winden der Schlingpflanzen als einen Erfolg der Reizung an. Dutrochet[9]) gab einige Beiträge, namentlich auch hinsichtlich der rotirenden Nutation der Ranken. Die weiteren Aufklärungen über die Rankengewächse brachten dann in erster Linie die oft genannten Schriften von Darwin und de Vries.

Abschnitt IV. **Bewegungen durch mechanische und chemische Reize.**

§ 51. Durch Druck, Stoss, Erschütterung, überhaupt durch mechanische Eingriffe, werden an nicht wenigen Pflanzen auffallendere Bewegungen erzielt,

---

1) Mohl, Ranken u. Schlingpflanzen 1827, p. 49; Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 144.

2) Citirt bei Darwin, l. c., p. 144. — Hier finden sich auch noch anderweitige, auf dieses Thema bezügliche Angaben.

3) L. c., p. 88. Nach Wiesner (Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II, p. 38) sind die Ranken von Pisum übrigens bei schwachem Licht positiv, bei starkem negativ heliotropisch.

4) Mohl, l. c., p. 119; Koch, l. c., 1874, p. 125.

5) Darwin, l. c., p. 134.

6) Knight, Philosoph. Transact. 1812, p. 314; Mohl, l. c., p. 76; Darwin, l. c., p. 106 u. 111; Wiesner, l. c., p. 38.

7) Darwin, l. c., p. 92, 134.

8) Bot. Ztg. 1863, Beilage p. 12.

9) Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 2, p. 156.

die zwar mit Rücksicht auf die auslösende Ursache, sowie nach habituellem und zeitlichem Verlaufe Unterschiede bieten, welche bei Betrachtung der Extreme hervorstechen, jedoch als graduelle Abstufungen erscheinen, wenn die Gesammtheit dieser Reizbewegungen ins Auge gefasst wird. Wir halten uns hier übrigens allein an Vorgänge, in denen durch den äusseren Anstoss das Bewegungsstreben erst in den activen Geweben geschaffen wird und mit Beseitigung des äusseren Agens eine Rückkehr in die reizempfängliche Lage möglich ist. Demgemäss haben wir solche Erscheinungen nicht zu berücksichtigen, in denen zuvor vorhandene Bewegungsbestrebungen in Action treten, indem die bisherigen Hemmungen beseitigt werden. Vorgänge dieser Art finden in § 60 eine kurze Besprechung.

Mit Rücksicht auf die auslösende Ursache bedarf es zur Veranlassung einer Bewegung entweder eines fortgesetzten Contactes mit einem festen Körper, oder ein einzelner Stoss reicht zur Auslösung einer weitgehenden Bewegung aus. Letzteres trifft zu für Mimosa pudica und die Staubfäden der Cynareen, in denen ein einzelner Stoss, sofern er überhaupt wirksam ist, die ganze unter den gegebenen Bedingungen mögliche Bewegungsamplitude veranlasst. Dagegen bringt in diesen Objecten ein dem reizbaren Theil ohne Stoss aufgelegter fester Körper keine Bewegung hervor, während diese durch solchen Contact in den schon behandelten Ranken, ferner u. a. in den Drüsenhaaren des Blattes von Drosera und in Wurzeln ausgelöst wird, also in Organen, in denen ein einzelner, selbst ein kräftiger Stoss, immer nur geringen Erfolg hat. Diesen Extremen entsprechend sollen demgemäss Contactreize und Stossreize unterschieden werden, welche letztere also bei Mimosa wirksam sind, während ein Contactreiz die Bewegung der Ranken veranlasst. Wie ein Stoss wirkt übrigens begreiflicherweise auch auf die Bewegungsorgane eine genügend kräftige Erschütterung der Pflanze.

Mit dieser Unterscheidung sollen aber nur die durch Bindeglieder verketteten Extreme der Auslösungswirkung markirt sein, und um graduelle Abstufungen zu kennzeichnen, genügen schon unsere derzeitigen Erfahrungen. So bringt ein einzelner Stoss oder eine einzelne Erschütterung nur beschränkte Bewegung in den Blattgelenken von Oxalis acetosella und stricta[1]), überhaupt in auf Stossreiz weniger empfindlichen Pflanzen hervor, in denen die volle Bewegungsamplitude also nur durch wiederholte Wirkungen erzielt werden kann. Anderseits erzeugt schon ein einmaliger Stoss oder eine einmalige Erschütterung[2]) eine merkliche Beugung in den empfindlichsten Ranken, und wie diese können auch die weniger empfindlichen Ranken durch wiederholte Stösse zum weitgehenden Einkrümmen gebracht werden, ebenso wird in den Drüsenhaaren von Drosera durch drei- bis viermalige Berührung schon eine deutlich hervortretende Bewegung erzielt[3]). Diese schreitet überhaupt, soweit die Erfahrungen reichen, in den auf Contactreiz reagirenden Organen fort, wenn in genügend kurzen Intervallen selbst nur schwache Stösse applicirt werden, und zwar sind durch Summation der Wirkungen hier offenbar auch solche Berührungen wirksam,

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 69.
2) Vgl. Bd. II, p. 215, u. de Vries, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 304.
3) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 239.

die das Gelenk einer Mimosa nicht reizen. In diesem löst aber eine genügend kräftige Berührung die volle Bewegungsamplitude aus, während in den Ranken u. s. w. trotz der hohen spezifischen Empfindlichkeit die Auslösung nur allmählich fortschreitet und demgemäss nur bei fortdauernder Wirkung, also nur bei Wiederholung von Berührungen vollständig zu Stande kommt.

Sind aber die Ranken gegen schwache wiederholte Stösse empfindlich, die Mimosa nicht reizen[1]), so begreift man, warum sie noch auf Contact mit einem nur leichten festen Körper reagiren, wenn man dessen Wirkung eben als eine ununterbrochene Folge von Berührungen auffasst. So lange aber die mechanische Wirkung dieser Berührung die zur Auslösung nöthige Intensität nicht erreicht, bringt der Contact keinen Erfolg hervor. Demgemäss reagirt ein Drüsenhaar von Drosera oder eine Ranke erst, wenn der aufgelegte Körper ein gewisses Gewicht besitzt, das bei weniger empfindlichen Ranken weit ansehnlicher als bei sehr reizbaren gewählt werden muss, die allerdings schon auf sehr geringen Druck reagiren. Ein gesteigerter Druck seitens eines festen Körpers bringt aber auch im Blatte von Dionaea und im Gelenke von Mimosa eine Reizung zu Stande. Bedarf es zu dem Ende bei Mimosa eines relativ ansehnlichen Druckes, so bestehen doch auch in dieser Hinsicht nur graduelle, durch Zwischenglieder verknüpfte Unterschiede gegenüber den Ranken. Der in der spezifischen Reactionsfähigkeit begründete Unterschied läuft also darauf hinaus, dass zwar die Ranken u. s. w. an sich auf viel geringere mechanische Wirkungen reagiren als Mimosa, in dieser aber die Störung des inneren Gleichgewichts, sobald die für Reizung nöthige Schwelle überschritten ist, explosionsartig eintritt, während in den Ranken die zur Bewegung führenden inneren Vorgänge nur allmählich fortschreiten. Letzteres trifft übrigens auch schon zu für die langsamer sich einkrümmenden Bewegungsgelenke von Oxalis.

Mit der erwähnten Reactionsfähigkeit hängt es zusammen, dass mit zunehmendem Druck (Gewicht des auslösenden Körpers) die Reizbewegung an Ranken, an Drüsenhaaren des Blattes von Drosera u. s. w. gesteigert wird und sich auf weitere Strecken fortpflanzt, wie das insbesondere bei Drosera klar hervortritt. Doch ist auch die Bewegungsamplitude der Blättchen von Oxalis von der Intensität des Stosses abhängig, und das Gleiche beobachtet man an Mimosa pudica, die durch äussere Verhältnisse in einen nur wenig reizempfänglichen Zustand versetzt ist. Eine einfache Beziehung zwischen auslösender Wirkung und Schnelligkeit, resp. der Amplitude der Bewegung muss deshalb aber doch nicht bestehen, und wenn auch spezielle Untersuchungen fehlen, so ist doch nicht gerade unwahrscheinlich, dass allgemein der Auslösungsvorgang nicht weiter beschleunigt oder vermehrt wird, wenn Druck oder Stoss über ein gewisses Maass hinaus gesteigert werden.

Wir finden also hinsichtlich der Auslösung graduelle Abstufungen, wenn wir den Erfolg eines constanten Druckes oder eines Stosses (einer Erschütterung)

---

1) Das Blatt von Dionaea kann übrigens nach Burdon-Sanderson (Proceedings of the Royal Society of London 1877, Bd. 25, p. 411) durch aufeinander folgende sanfte Stösse, von denen ein einzelner keinen merklichen Erfolg erzielt, gereizt werden. Unser Autor reizte hierbei durch Berührung mit einem Pinsel aus Kameelhaar und fand, dass bei dem eingehaltenen Verfahren die ersten 6 Berührungen gewöhnlich wirkungslos waren. Vgl. auch Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 261.

auf verschiedene Pflanzen vergleichen. Bei gleicher mechanischer Intensität muss aber deshalb nicht durch einen constanten Druck derselbe Bewegungseffect wie durch einen Stoss hervorgerufen werden, ja es ist wohl gewiss, dass vermöge der spezifischen Receptivität die eine Pflanze in höherem Grade durch eine Erschütterung, die andere in höherem Grade durch einen Druck, bei gleichem Arbeitsmaass beider, afficirt wird. Bestimmte Untersuchungen in dieser Richtung fehlen und eine bestimmte Schlussfolgerung erlaubt u. a. nicht die Erfahrung, dass ein lebendes und sich bewegendes Insect auf den Blättern von Drosera[1]) in höherem Grade als ein todtes Insect reizend wirkt. Ebenso sind die bisherigen Ermittelungen über die Erzeugung von Bewegungen in Ranken durch Reibung, resp. durch Druck nicht zu Schlüssen in der hier angeregten Frage verwendbar.

In den besser bekannten Fällen, in denen leichterer Druck Reizbewegung auslöst, wird diese von Wachsthum begleitet. Dagegen werden die Reizbewegungen von Mimosa, der Cynareen u. a. durch Variation ausgeführt, indess kann auch in solchen Bewegungen wohl Wachsthum betheiligt sein. Wenigstens mag solches in den noch wachsenden und schon reizempfänglichen Gelenken zutreffen und auch im Blatte von Dionaea scheint ein gewisses Wachsen mitwirken zu können. Uebrigens ist in dieser Hinsicht eine Grenze zwischen Contactreiz und Stossreiz nicht zu finden, da, wie schon mitgetheilt wurde (II, § 49), die erste Krümmung der Ranken nur durch Turgordehnung zu Wege kommt, die Wachsthum im Gefolge hat. Immerhin ist einleuchtend, dass eine einfache Ausgleichung elastischer Spannungen im Allgemeinen besser geeignet sein wird, sehr schnelle ansehnlichere Dimensionsänderungen zu erzielen, als ein Wachsthum, das zugleich Einlagerung neuer Zellhautmoleküle erfordert.

Auf Grund unserer heutigen Erfahrungen lässt sich nicht beurtheilen, ob der durch Stoss oder Contact erzielte innere Vorgang in allen Fällen identisch ist, und eine Nothwendigkeit für solche Uebereinstimmung liegt von vornherein nicht vor. In den Staubfäden der Cynareen, in den Gelenken von Mimosa, und wie es scheint, in anderen analogen Fällen wird durch eine mechanische Reizung eine Senkung der innerhalb der Zellen wirksamen Expansionskraft erzielt. Aus der elastischen Spannung der Wandungen activer Zellen und dem Antagonismus reizbarer und unempfindlicher Gewebe entspringt dann die Bewegung, welche in den Staubfäden der Cynareen eine Verkürzung, in den Gelenken von Mimosa pudica und anderen Pflanzen eine Krümmung wird. In den Ranken ist freilich eine entsprechende Relation des Turgors die Ursache der Bewegung, doch bleibt es, wie früher bemerkt, noch fraglich, ob allein in der reizempfänglichen Seite, wie bei Mimosa, die Expansionskraft abnimmt oder ob eine Steigerung dieser auf der convex werdenden Flanke mitwirkende oder alleinige Ursache ist. Diese Fragen sind für andere Fälle von Contactreiz gleichfalls nicht entschieden und eine endgültige Entscheidung ist auch nicht daraus allein zu entnehmen, dass, wie es scheint, in Ranken (II, § 49) und in den Drüsenhaaren von Drosera (II, § 53) das mittlere Wachsthum in Folge eines Reizes beschleunigt wird.

In ihrem Verlaufe sind theilweise verschieden von den durch Stoss oder

1) Darwin, l. c., p. 8.

Contact erzielten Reizen die chemischen Reize, die zwar gleichfalls durch ein materielles Agens ausgelöst werden, das aber nicht vermöge seiner Masse, sondern vermöge seiner chemischen Eigenschaften wirksam ist. Näher werden diese Bewegungen im § 54 besprochen, und so sei hier nur vorläufig bemerkt, dass sie insbesondere bei den fleischverdauenden Pflanzen auffallend sind und, weil sie hier mit der Absorption von Stoffen zusammenhängen, mit Munk [1]) Resorptionsbewegungen genannt werden können.

Zur Auslösung bedarf es entweder einer mechanischen oder chemischen Wirkung auf die Bewegungszone selbst oder auf mit dieser nicht zusammenfallende Stellen. Letzteres ist der Fall bei Drosera, bei der nur die Köpfchen der Blattdrüsenhaare receptiv sind, während die Einkrümmung in dem Stiel der Drüsenhaare, insbesondere in der untern Partie dieses zu Stande kommt. Die von einem Köpfchen ausgehende Wirkung kann sich aber auch auf andere Drüsenhaare fortsetzen, und in diesen sogar dann noch Reizbewegung veranlassen, wenn ihnen das allein gegen mechanische und chemische Reize receptive Drüsenköpfchen genommen ist. Eine weitere Uebertragung findet an den an ihrer Spitze mit einem festen Körper in Contact gebrachten Wurzeln statt, die sich in Folge dieses Reizes innerhalb der wachsenden Region und zwar von dem berührenden Körper hinwegkrümmen. Uebrigens ist auch die wachsende Zone selbst gegen Contact empfindlich, doch wird dann eine nach dem berührenden Körper hin concave Krümmung erzeugt.

Bei Dionaea sind drei auf jeder Blatthälfte befindliche Haare die zwar nicht allein, doch hervorragend sensitiven Organe. Bei Mimosa pudica wird die Bewegung der Gelenke nicht nur durch einen Contact dieser, sondern auch durch ein Einschneiden in den Stamm ausgelöst. Die Ursache ist hier in einer Wasserbewegung begründet, während bei Drosera und bei Wurzeln die Art und Weise der Uebermittlung des Reizes noch unbekannt ist. Auf die Contactstelle allein bleibt der Reiz im Allgemeinen nicht beschränkt, denn eine gewisse Fortpflanzung dieses ist ja nöthig, damit das ganze Gelenk einer Mimosa pudica, die ganze bewegungsfähige Partie des Blattes von Dionaea in Action gesetzt wird, wenn allein ein Punct dieser Organe durch Stoss gereizt ist, und auch bei Ranken krümmt sich nicht allein die direct berührte Partie.

Ist Bewegung vermöge der Organisation nicht auf eine bestimmte Richtung beschränkt, so wirkt der Angriffspunct des Reizes mehr oder weniger räumlich orientirend auf die Beugung der bezüglichen Organe. In den bisher bekannten Fällen wenigstens ist dann die Beugung concav gegen die Berührungsstelle hin gerichtet, wenn diese selbst sensitiv ist. Es gilt dieses auch für die Wurzeln, welche sich, wie erwähnt, an der Spitze berührt, von den Contactstellen hinwegwenden. Die Drüsenhaare des Blattes von Drosera krümmen sich gegen die Blattmitte hin, wenn das eigene Köpfchen gereizt wird, geht aber der Impuls von einem anderen Haare aus, so wenden sich die so gereizten Haare (vgl. Fig. 32, p. 235 in Bd. I) nach diesem hin. In gleichem Sinne beugen sich auch die auf der Blattmitte stehenden Haare, welche bei einer Reizung der eigenen Drüsenköpfchen gerade bleiben. Die in den Drüsenhaaren von Drosera offenbar bestehende Tendenz, sich einwärts zu krümmen, wird also durch einen

---

1) Die elektrischen und Bewegungs-Erscheinungen an Dionaea 1876, p. 98.

orientirend wirkenden Reiz überwogen, und in gewissen sensitiven Staubgefässen scheint gleichfalls eine mit dem Medianschnitt zusammenfallende Krümmung zwar bevorzugt, eine gewisse seitliche Beugung aber, bei entsprechender Application von Stössen, möglich zu sein. Auch in den anisotropen Ranken kommt eine gewisse seitliche Bewegung zu Stande, wenn nicht die am meisten reizbare Vorderseite, sondern eine mehr seitlich gelegene Flanke berührt wird.

Sofern die Reizkrümmungen nicht durch Erlöschen des Wachsthums in den bezüglichen Organen fixirt sind, werden sie mit Aufhören des Reizes wieder ausgeglichen. Ein spezifischer Unterschied besteht aber darin, dass bei manchen Objecten die Bewegungen, trotz Fortdauer des Reizes, rückgängig werden, während unter diesen Umständen andere Pflanzentheile in der gereizten Lage verharren. Letzteres ist bei den Ranken der Fall, die dauernd der Stütze angedrückt bleiben, während die Blätter von Mimosa pudica bei fortgesetzten Stössen immer wieder in die ausgebreitete Stellung zurückkehren. Das thun auch die Drüsenhaare von Drosera und die sich einrollenden Blätter von Pinguicula, wenn der durch Contact wirkende Körper an ihnen haften bleibt. Bei Pinguicula kommt ferner ein Rückgang nach einer Resorptionsbewegung ziemlich schnell zu Stande, und auch bei Drosera vermögen verdauliche Substanzen bei anhaltender Wirkung zwar weit länger als ein Contact, jedoch augenscheinlich nicht über eine gewisse Zeit hinaus, die Einkrümmung zu erhalten. Diesen Extremen schliessen sich, soweit aus den bis dahin bekannten Thatsachen zu entnehmen ist, andere reizbare Organe an. Eine gewisse Tendenz zu einer rückgängigen Bewegung spricht sich übrigens selbst in den Ranken darin aus, dass die durch eine angehängte Schleife erzielte Reizkrümmung, trotz der Fortdauer der äussern Wirkung, allmählich theilweise oder ganz ausgeglichen wird [1].

Diesem verschiedenen Verhalten entsprechend ist Mimosa pudica gegen einen erneuten Stoss erst wieder empfindlich, nachdem die zuvor inducirte Reizkrümmung theilweise ausgeglichen ist. Früher als bei Mimosa kehrt die Reizbarkeit während der rückgängigen Bewegung in den Staubfäden der Cynareen [2] zurück, und eine Ranke ist während der Ausgleichung einer Krümmung jeden Augenblick durch einen erneuten Contact reizbar [3]. Einen nachtheiligen Einfluss scheint eine wiederholte Reizung im Allgemeinen nicht auf die Organe auszuüben, nur für Dionaea muscipula [4] ist bekannt, dass das Blatt zuweilen schon nach einer einmaligen, regelmässig aber nach einer zweiten oder dritten Resorptionsbewegung abstirbt, dagegen wird Ausbildung und Dauerhaftigkeit der Ranken durch Reizung begünstigt (vgl. II, § 50).

Die Schnelligkeit einer Reizbewegung ist abhängig insbesondere von den spezifischen, mit der Entwicklung veränderlichen Eigenschaften der Objecte, von den äusseren Bedingungen, endlich von der Intensität des Reizes, sofern nicht, wie bei Mimosa pudica, bei jeder wirksamen Berührung die volle Be-

---

1) Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 118.

2) Cohn, Abhandlg. d. schles. Gesellschaft f. vaterl. Cultur 1861, Heft 1, p. 16.

3) Die Ranken von Echinocystis lobata sind während der Circumnutation in gewissen Stellungen unempfindlich. Vgl. II, p. 216.

4) Munk, Die elektrischen u. Bewegungs-Erscheinungen am Blatte der Dionaea 1876, p. 99. Vgl. Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 281.

wegungsamplitude veranlasst wird. Entsprechend einer differenten auslösenden Action unterscheiden sich auch die durch mechanische Wirkung oder durch chemischen Reiz ausgelösten Bewegungen. Während das Blatt von Dionaea muscipula in Folge eines Berührungsreizes plötzlich zusammenschlägt, schliesst es sich nur allmählich bei einer Resorptionsbewegung. Eine auffallende Zeitdifferenz bietet nicht die durch chemischen oder mechanischen Reiz erzielte Reizbewegung der Blätter von Drosera oder Pinguicula, dagegen bleiben auch diese nach einer Resorptionsbewegung länger geschlossen. Nach einer solchen öffnen sich, sofern der Reiz fortdauert, die Blätter von Drosera und Dionaea erst nach einer Reihe von Tagen, während bei fortdauerndem Contact eines nur durch mechanische Berührung wirkenden Körpers die Drüsenhaare des Droserablattes nach einem Tage oder schon in kürzerer Zeit wieder ausgebreitet sind. Die Einbeugung an den Blättern von Pinguicula erhält sich nach chemischer Reizung weniger lang als bei Drosera, jedoch immerhin ein wenig länger als nach einer mechanischen Reizung.

Verläuft die Reizbewegung sehr schnell, wie in Staubfäden der Cynareen, in dem Blatte von Mimosa und Dionaea, so erfolgt der Rückgang weit langsamer. Ob ein solches Verhältniss allgemein besteht, muss indess fraglich scheinen, jedenfalls ist der zeitliche Unterschied zwischen der Reizbewegung und der rückgängigen Bewegung geringer, wo jene langsamer sich vollzieht, und unmöglich ist es ja nicht, dass fernere Erfahrungen auch Fälle kennen lehren, in denen die rückgängige Bewegung relativ beschleunigt ist.

Eine merkliche Bewegung beginnt entweder unmittelbar nach einem Reize oder erst nach einem gewissen Zeitintervall. Ersteres ist am Blatte von Mimosa pudica und Dionaea, sowie an Staubfäden der Cynareen zu beobachten, doch ist auch an Mimosa u. s. w. ein kleines Zeitintervall zwischen Berührung und Senkung bemerklich, wenn die Versuche mit den in einen nur wenig reizbaren Zustand versetzten Objecten angestellt werden. Schon einige Secunden oder Minuten verstreichen, ehe an den Drüsenhaaren von Drosera oder an Ranken eine Bewegung bemerklich wird, und diese Zwischenzeit kann bei Wahl wenig empfindlicher Ranken weit ansehnlicher werden. Die rückgängige Bewegung beginnt dann bei Mimosa, Cynareen u. a. sogleich nach vollendeter Senkung oder wird erst bemerklich, nachdem das Organ einige Zeit in ungefähr derselben Lage verharrte. Uebrigens sehen wir hier von den Fällen ab, in denen eine solche fixe Stellung durch Anpressung erreicht wird, wie u. a. bei den sich mit ihrer Oberseite aneinanderlegenden Blättchen der Sinnpflanze.

Wie in anderen Bewegungsvorgängen, werden wohl allgemein die hier behandelten Reizbewegungen vom Beginn ab bis zu einem Maximum beschleunigt, fernerhin aber verlangsamt. Ein derartiger Verlauf ist bei Erhebung der Blattstiele von Mimosa schon ohne Messungen und auch bei der durch Berührung erzielten Senkung wahrzunehmen, wenn wenig sensitive und nur langsam sich bewegende Objecte zur Beobachtung gewählt werden. Näher hat u. a. Bert[1]) durch Registrirung auf einer rotirenden Trommel diesen Bewegungsgang

1) Mémoir. d. l'Acad. d. Bordeaux 1870, Bd. 7, p. 41. — Einen analogen Verlauf an den Staubfäden der Cynareen constatirte Cohn, Abhandlg. d. schles. Gesellschaft f. vaterl. Cultur 1861, Heft 1, p. 13, dgl. Burdon-Sanderson (l. c., p. 416) für das Blatt von Dionaea.

der Hauptblattstiele von Mimosa pudica verfolgt. In einem Falle senkte sich z. B. die Spitze des Blattstiels nach einer Reizung in 7 Minuten um 22mm, stieg dann nach begonnener Erhebung in der 1. Minute ungefähr 4 mm, in der 2. Minute 4,5 mm, in der 3., 4. und 5. Minute je 3 mm, in der 6. Minute 2 mm, in der 8. Minute 1 mm, in der 9. Minute 0,5 mm.

Stoss, Druck und Erschütterung bringen bei genügender Intensität wohl allgemein in lebensthätigen Zellen irgend einen Effect hervor, der, wenn er ansehnlich genug ist, durch äusserlich wahrnehmbare Bewegung in den Pflanzentheilen merklich wird, sofern Ausgleichungen von Spannungen oder Modificationen des Wachsthums in genügendem Grade in Action treten. Nach den bisherigen Erfahrungen dürfen wir unbedenklich mit Mohl[1]) eine gewisse Reizbarkeit durch mechanische Eingriffe als eine allen lebensthätigen Zellen zukommende Eigenschaft ansehen, die indess in einzelnen Pflanzen, resp. in einzelnen Organen, besonders ausgebildet wurde. Nehmen wir hier nur auf die auffallenderen Bewegungsvorgänge Rücksicht, so bietet sich doch in Folgendem Veranlassung, auf graduelle Abstufungen der in den Bewegungen zur Wahrnehmung kommenden Reizerfolge hier und da hinzuweisen; auch fanden schon in § 34 (Bd. II) einige mechanische Reizerfolge Besprechung. Ferner sind in § 5 (Bd. II) die durch Erschütterung oder durch einseitig gerichtete Stösse an wachsenden Pflanzentheilen bemerklich werdenden Beugungen behandelt, die freilich nicht alle durch eine Reizbarkeit der lebendigen Zellen erzielt werden, sondern namentlich Folge von Erschlaffungen sind, welche insbesondere durch gewisse Ausgleichung von bestehenden Spannungen und den hiermit verknüpften Vorgängen erzeugt werden.

Begreiflicherweise zogen die auffallenden Bewegungen der Mimosablätter, der Staubfäden von Cynareen u. s. w. die Aufmerksamkeit frühzeitig auf sich, doch wurden die durch mechanische Wirkungen ausgelösten Bewegungen vielfach mit den durch andere Anstösse veranlassten Bewegungen zusammengeworfen, auch mit solchen, die, wie die in § 60 (Bd. II) zu besprechenden, nicht von einer Reizbarkeit lebendiger Zellen abhängen. Die einfache Constatirung von Reizbewegungen historisch zu behandeln, ist hier nicht geboten[2]), soweit dieselben aber zum Gegenstand weiter eingehenden Studiums gemacht wurden, sind die bezüglichen geschichtlichen Mittheilungen in den folgenden Paragraphen zu finden.

Der durch die Ausbildung solcher Reizbewegungen erzielte Nutzen tritt vielfach evident hervor. So umfasst die Ranke vermittelst ihrer Reizbewegung die Stütze, den Wurzeln sind im Boden, wie in § 72 (Bd. II) mitgetheilt wird, ihre reizbaren Eigenschaften von Nutzen, ebenso den fleischfressenden Pflanzen beim Fangen oder Verdauen der Insecten (I, § 47). Die Reizbewegungen verschiedener Staubgefässe und Narben haben wohl sämmtlich Beziehungen zu den Bestäubungsvorgängen, und vielleicht dient der Mimosa pudica die in ihrem Zweck für die Pflanze noch nicht näher erkannte Reizbarkeit als Schutz gegen der Pflanze nachtheilige Thiere, die, von der ausgelösten Reizbewegung erschreckt, schleunigst davoneilen, wie es mit Fliegen leicht zu beobachten ist. Auch in dieser teleologischen Hinsicht muss eine weitere Ausmalung hier unterbleiben.

Wie Stoss, Druck oder Erschütterungen, rufen auch gelegentlich andere äussere Eingriffe dieselbe Reizbewegung hervor, indem, wie jene mechanische Wirkung, eine im Innern der Pflanze erzielte Störung die Reizbewegung auslöst, und zuweilen tritt auch eine solche an Mimosa pudica ohne eine nachweisbare äussere Veranlassung ein. So kann man an sensitiven Pflanzen von Mimosa pudica bei erheblicher und plötzlicher Temperaturschwankung nicht selten eine Reizbewegung beobachten, ebenso wenn durch Entfernung einer überdeckenden Glocke die Transpiration plötzlich gesteigert wird, während beim allmählichen Uebergang keine Reizung erfolgt. Letzteres hat auch Munk[3]) am Blatte von Dionaea muscipula beobachtet, und überhaupt scheinen plötzliche Wechsel in den äusseren Bedingungen häufiger an sehr empfindlichen Pflanzen Reizung zu erzielen, doch wird solches besonders an den Pflanzen beobachtet, in welchen durch einen einzelnen Stoss eine grosse Bewegungsamplitude ausgelöst wird.

---

1) Vegetabilische Zelle 1851, p. 149.

2) Vgl. Sachs, Geschichte d. Botanik 1875, p. 579.

3) Die elektrischen u. Bewegungs-Erscheinungen am Blatte von Dionaea 1876, p. 105.

Eine besondere Beachtung verdient, dass der Contact mit Wasser allgemein nicht als Reiz auf Ranken, Drüsenhaare von Drosera und überhaupt die Organe wirkt, welche bei dauernder Berührung mit einem festen Körper gereizt werden, ein Verhalten, das übrigens auch hinsichtlich der durch Contact zum Auswachsen zu bringenden Wurzelhaare an den Brutknospen von Marchantia gilt (vgl. II, p. 152). Auch die durch leichtere Bewegung des Wassers erzielten Stösse und selbst ein kräftiges Spritzen von Wassertropfen gegen Ranken, sowie das Aufschlagen von Regentropfen auf die Blätter von Drosera führen keine Reizbewegung herbei[1]. Der Stoss eines gegen das Gelenk von Mimosa pudica gerichteten Wasserstrahls wirkt übrigens reizend, und ebenso genügt zu solchem Erfolge nach Munk[2] ein auf die empfindlichen Haare von Dionaea muscipula fallender Wassertropfen. Für die obigen Pflanzen ist dieser Indifferentismus gegen Wasser von praktischer Bedeutung, da dieserhalb Regen auf Ranken, Drüsenhaare von Drosera u. s. w. nicht als Reiz wirkt, ebenso nicht das auf den sensitiven Drüsenköpfchen von Drosera ausgeschiedene Wasser. Um dieses Verhalten causal zu verstehen, bedarf es noch eines eingehenden Studiums der genannten Erscheinungen. Wenn übrigens Eintauchen in Wasser gelegentlich an Drüsenhaaren von Drosera und anderen Objecten eine gewisse Reizbewegung hervorruft[3], so wird die Ursache hierfür wohl in den mit der Steigerung der osmotischen Druckkräfte verbundenen Wirkungen zu suchen sein. Ebenso muss noch näher geprüft werden, in wie weit Windstösse auf Ranken, Blätter von Drosera und Dionaea[4] als Reiz wirken.

Stossreize.

§ 52. In den durch Stoss ausgelösten Reizbewegungen verkürzen sich die Staubfäden der Cynareen, während die reizbaren Organe anderer Pflanzen durch Einkrümmung Bewegungen ausführen. Diese werden bei Mimosa pudica und anderen sensitiven Papilionacen, bei Oxalideen, überhaupt bei Pflanzen, an denen gelenkartige Anschwellungen vorhanden sind, in diesen Gelenken vermittelt. Mit dem Mangel von Gelenken erstreckt sich die Bewegung der Regel nach auf eine relativ ansehnlichere Zone der fraglichen Organe, und wie bei Cynareen ist auch der ganze oder wenigstens ein grösserer Theil des Staubfadens an den Krümmungsbewegungen betheiligt, welche die Filamente von Berberis, Cistineae, Sparmannia u. a. ausführen. Ebenso erstreckt sich die Bewegungsthätigkeit auf die ganze oder jedenfalls einen grösseren Theil der auf Reiz zusammenklappenden Narben von Mimulus, Martynia, Bignonia u. a., und beim Zusammenschlagen der Blätter von Dionaea muscipula und Aldrovanda vesiculosa ist ein guter Theil der Blattlamina activ.

Auf den in den activen Zellen thätigen Mechanismus sind die Bewegungsursachen befriedigend nur für die Staubfäden der Cynareen und für die Blattgelenke von Mimosa pudica zurückgeführt, und auf die an diesen gewonnenen Erfahrungen ist demgemäss die folgende Darstellung gegründet. Ein gleicher Zellmechanismus ist, soweit unsere Kenntnisse einiges Urtheil gestatten, voraussichtlich thätig in allen Bewegungsgelenken, in den Staubfäden von Berberis und im Blatte von Dionaea. Gegen eine solche Uebereinstimmung sprechen auch nicht die an den anderen genannten und noch zu nennenden Organen bis dahin beobachteten Erscheinungen, doch bedarf es jedenfalls noch spezieller Unter-

---

1) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 240. Hinsichtlich der Ranken vgl. II, p. 215.

2) L. c., p. 104. — Darwin's Annahme (l. c., p. 263), dass diese Pflanze von Regentropfen nicht gereizt werde, ist nach Munk nicht zutreffend.

3) Darwin, l. c., p. 120 u. 264.

4) Vgl. Darwin, l. c., p. 264.

suchungen, da nicht nothwendigerweise dieselbe Zellmechanik in allen diesen Bewegungsvorgängen thätig sein muss.

Die Reizbewegungen in Staubfäden der Cynareen, ebenso in Gelenken von Mimosa, Oxalis und anderen Gelenken, ferner die in den Filamenten von Berberis sind Variationsbewegungen, indess ist es wohl möglich (was bisher nicht untersucht ist), dass in den jugendlichen, noch wachsenden Organen die Reizbewegungen von einem gewissen Wachsthum begleitet werden. So scheint es in den Blättern von Dionaea zu sein, und vielleicht trifft Gleiches für die reizbaren Narben und Staubgefässe zu, ohne dass dieserhalb hinsichtlich der eigentlichen inneren Ursachen der Bewegungen ein Unterschied gegenüber den ohne Zuwachs sich bewegenden Organen bestehen muss.

In den Gelenken von Mimosa pudica und ebenso in den Staubfäden der Cynareen ist eine durch den Stoss veranlasste plötzliche Senkung des Turgors die Ursache der Reizbewegung, in der die receptiven Zellen unter Wasserausstossung sich schnell verkleinern, bis das Gleichgewicht zwischen der vom Zellinhalt ausgeübten und der auf diesem lastenden Druckkraft hergestellt ist. Die Contractionskraft entstammt also Spannungen, welche in den nach der Reizung in die frühere Lage zurückkehrenden Organen von neuem und zwar durch den wieder steigenden Turgor hergestellt werden. Veränderlich ist demnach allein die Turgorkraft, denn in den gedehnten elastischen Wandungen und in den inactiven Geweben werden, während deren elastische Eigenschaften unverändert bleiben, in einer Reizbewegung immer nur Spannungen ausgeglichen, die durch den allmählich auf frühere Höhe zurückgehenden Turgor regenerirt werden. Die Zellwandungen und die inactiven Gewebe verhalten sich also in diesen Reizbewegungen wie ein Kautschukschlauch, der sich contrahirt, sobald die dehnende Kraft nachlässt und, falls er mit Wasser gefüllt ist, dieses aus Oeffnungen hervorpresst. Wäre der Schlauch, wie die Zellhaut, für Wasser durchlässig, so würde dieses natürlich überall durch die Wandung filtriren, und ein Schlauch aus solchem für Wasser permeablen Materiale versinnlicht vollkommen die Rolle, welche die Zellwandung der activen Zellen in diesen durch Stoss veranlassten Bewegungsvorgängen spielt.

Um den Bewegungsmechanismus der einzelnen reizbaren Zelle noch weiter zu verdeutlichen, muss man die dehnende Kraft in das Innere eines solchen Schlauches legen, und zu dem Ende denke man sich den übrigens allseitig geschlossenen Schlauch mittelst eines engen Rohres mit einer Pumpe in Verbindung gesetzt, die in der Zeiteinheit ein begrenztes Wasservolumen in unseren Schlauch schafft. Mit steigendem Wasserdruck nimmt dann die Filtration nach aussen zu, bis endlich durch diese ebensoviel Wasser aus dem Schlauche geschafft wird, als die Pumpe in denselben fördert. Dann hört die Dehnung des Schlauches auf, der sofort eine Contraction beginnt, sobald die Pumpe langsamer arbeitet, bis endlich wieder ein Gleichgewichtszustand zwischen Zufuhr und Abfuhr von Wasser hergestellt ist; mit einer erneuten gesteigerten Arbeitsleistung der Pumpe tritt wieder eine Vergrösserung des elastisch-dehnbaren Schlauches ein. In diesem geht unter solchen Umständen der Turgor nur herab, ohne gänzlich aufgehoben zu werden, und ebenso wird durch einen Stoss in den reizbaren Zellen nur eine starke Depression der Turgorkraft veranlasst, die indess in den contrahirten Zellen immer noch einen ansehnlichen Werth behält.

Es sind also schon in jeder einzelnen sensitiven Zelle die mechanischen Bedingungen für eine Contraction gegeben, deren Ausgiebigkeit natürlich nicht allein von der Senkung des Turgors, sondern auch von der Dehnbarkeit der Haut abhängig ist, da mit Verringerung dieser, also bei hohem Elasticitätsmodulus, eine merkliche Verkleinerung der Zelle, trotz ansehnlicher Turgorsenkung, nicht zu Wege kommen kann. In Gewebecomplexen greifen natürlich die aus dem Verband reizbarer und nicht reizbarer Elementarorgane entspringenden Spannungen hemmend oder fördernd ein und aus solchem Antagonismus gehen die habituell verschiedenen Bewegungsvorgänge hervor, welche die Staubfäden der Cynareen und die Blätter von Mimosa pudica bieten. Von Bedeutung ist auch vielfach die mit der Reizung abnehmende Straffheit der Zellen. Denn da diese nunmehr durch Druck oder Zug leichter eine Formänderung erfahren, so kann auch dann noch eine ansehnliche Reizbewegung zu Stande kommen, wenn die isolirt gedachten reizbaren Zellen, der geringen Dehnbarkeit der Wandungen halber, bei Senkung des Turgors sich kaum verkleinern, indem z. B. durch ein antagonistisches Gewebe erschlaffende kugelige Zellen zu ellipsoidischer Form zusammengedrückt werden. Solche Compressionen spielen in der That bei der Reizbewegung in den Gelenken von Mimosa pudica und in anderen Fällen eine mehr oder weniger hervorragende Rolle.

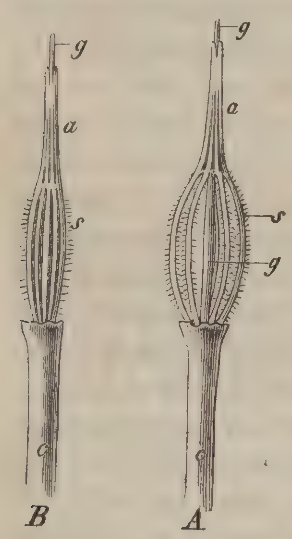


Fig. 28. Durch Entfernen der Corolle von Centaurea jacea sind die Staubfäden frei gelegt, die in A im reizempfänglichen, in B im contrahirten Zustand vergrössert dargestellt sind. c Corollenröhre; s Staubfäden; a Antherenröhre; g Griffel (vergrössert).

Zu besserer Einsichtnahme müssen nun die Gelenke von Mimosa pudica und die Staubfäden der Cynareen gesondert betrachtet werden, und zwar halten wir uns zunächst an die letzteren, die in mehrfacher Hinsicht einen durchsichtigeren Zellmechanismus bieten.

Bei einer Reizung gleichen die nach aussen gewölbten 5 Filamente diese Krümmung aus, legen sich also dem Griffel an und ziehen die diesen umfassende Antherenröhre herab (Fig. 28 A und B). Die Contraction ist dabei in dem ganzen Staubfaden gleich stark, nur in der obersten und untersten Partie etwas schwächer, und erreicht in reizbaren Filamenten sehr ansehnliche Werthe, da die Verkürzung bei Centaurea jacea sehr gewöhnlich 10—25 %, zuweilen selbst 30 %, bei Cynara scolymus zwischen 8—20 % beträgt, wodurch natürlich in den zwischen 4—6 mm langen Staubfäden eine nur mässige absolute Längenabnahme erzielt wird. Ebenso verhalten sich auch die abgeschnittenen einzelnen Filamente, an denen während der Reizcontraction gewisse seitliche Beugungen und schlängelnde Bewegungen bemerklich werden[1].

Vermöge des Aufbaues der Staubfäden verkürzen sich in gleichem Maasse wie diese die einzelnen Zellen. Um ein centrales Gefässbündel sind nämlich gestreckte cylindrische Zellen gruppirt, die, auf dem Querschnitt betrachtet, Intercellularräume zwischen sich lassen, dabei aber in Längsketten aneinander

---

1) Weiteres in meinen Physiolog. Unters. 1873, p. 80, auf welche auch die folgende Darstellung basirt ist.

gereiht sind, welche in der Contraction keine seitlichen Ausbiegungen erfahren. Die ansehnlichen Contractionen aber werden ermöglicht durch die schon früher erwähnte (II, § 3) elastische Dehnbarkeit der Zellwandungen in den Staubfäden, welche, nach Aufhebung des Turgors, ohne Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze bis zu 100 % verlängert werden können. Voraussichtlich sind die zwischen Gefässbündel und Epidermis liegenden Zellen die wesentlich sensitiven Elemente, doch ist nicht unmöglich, dass auch die Zellen der Epidermis und des Gefässbündels etwas reizbar sind. Wie dem auch sei, jedenfalls sind in jeder einzelnen Zelle des fraglichen Parenchyms mit Senkung des Turgors die Bedingungen für eine Contraction gegeben, die im Staubfaden noch dadurch verstärkt wird, dass Gefässbündel und Epidermis vor und nach der Contraction negativ gespannt sind und hierdurch, freilich auch bei der Wiederausdehnung des Filaments, der angestrebten Verlängerung des activen Parenchyms eine Grenze setzen. Bei einer Reizbewegung wird übrigens nie der ganze elastische Spielraum ausgenützt, denn nach der Contraction verkürzen sich die Filamente mit Aufhebung des Turgors noch um 10 bis 40 %, und wenn die expandirten Staubfäden durch Chloroform ihrer Reizbarkeit beraubt werden, ist eine weitere ansehnliche Verlängerung durch Zug möglich. Dabei habe ich einen im Maximum der Turgescenz und Reizbarkeit befindlichen Staubfaden im Auge und erwähne nur beiläufig, dass mit dem Alter die Filamente sich des sinkenden Turgors halber allmählich verkürzen, zugleich aber auch deren Reizbarkeit abnimmt[1]).

Während der Contraction verringert sich das Volumen des Staubfadens ansehnlich, da nach meinen Messungen an Cynara scolymus und Centaurea jacea Breite und Dicke der Filamente in jedenfalls nur sehr geringem Grade zunehmen[2]). Auch erlaubten directe Messungen an den durchsichtigeren Staubfäden von Centaurea jacea zu constatiren, dass während der ansehnlichen Verkürzung der activen Parenchymzellen der Querdurchmesser dieser nicht zunimmt, folglich aus denselben bei einer Contraction Wasser nothwendig austreten muss[3]). Dieses ergiesst sich in die Intercellularräume, in denen indess durch solche Verdrängung und durch die mit der Contraction der Filamente verbundene Volumabnahme eine nennenswerthe Compression der Luft nicht zu Stande kommt, weil das Intercellularsystem der Staubfäden mit dem der Corolle und der übrigen Pflanze communicirt. Indem das austretende Wasser in den Intercellularen capillar festgehalten und während der Wiederverlängerung der Staubfäden in die Zellen wieder aufgenommen wird, tritt der Regel nach an der Schnittfläche abgelöster Filamente keine Flüssigkeit hervor. Wird aber der Staubfaden mit Wasser injicirt, so bedeckt sich die Schnittfläche während der Reizcontraction, trotzdem diese nunmehr erheblich verringert ist, mit einem Wassertropfen, der, wie zuweilen deutlich wahrzunehmen ist, insbesondere aus dem activen Parenchym, also offenbar aus den Intercellularräumen in diesem, hervorquillt (l. c. p. 98).

---

1) Ueber die Wellungen der Zellwandungen und die Beugungen des Gefässbündels, die zuletzt in den Filamenten zu Stande kommen können, vgl. Pfeffer, l. c., p. 114.

2) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 89. Die Messungsmethode, sowie die Resultate anderer Forscher und die Kritik dieser Messungen sind hier nachzusehen.

3) Pfeffer, l. c., p. 96.

In Mimosa pudica[1]) begegnen wir einer Pflanze, deren Reizbewegungen in Gelenken ausgeführt werden (Fig. 29). Durch diese Bewegungen legen sich die Blättchen aneinander, nähern sich die secundären Blattstiele und senkt sich der primäre Blattstiel, dessen Gelenk wir allein im Folgenden im Auge haben. Im anatomischen Bau bietet dieses Gelenk gegenüber anderen Bewegungsgelenken nichts Absonderliches (vgl. Fig. 2 p. 29, Fig. 19 p. 181), und wie in anderen Gelenkbewegungen bleibt bei der Einkrümmung die Länge einer Seitenflanke, d. h. der neutralen Fläche, unverändert, während die Oberseite des Gelenkes verlängert, die Unterseite verkürzt wird. Diese allein ist und zwar schon durch leichte Berührung reizbar, während Berührungen der Oberseite nur dann wirksam sind, wenn sie durch Erschütterung die Reizbewegung in der unteren Gelenkhälfte auslösen.

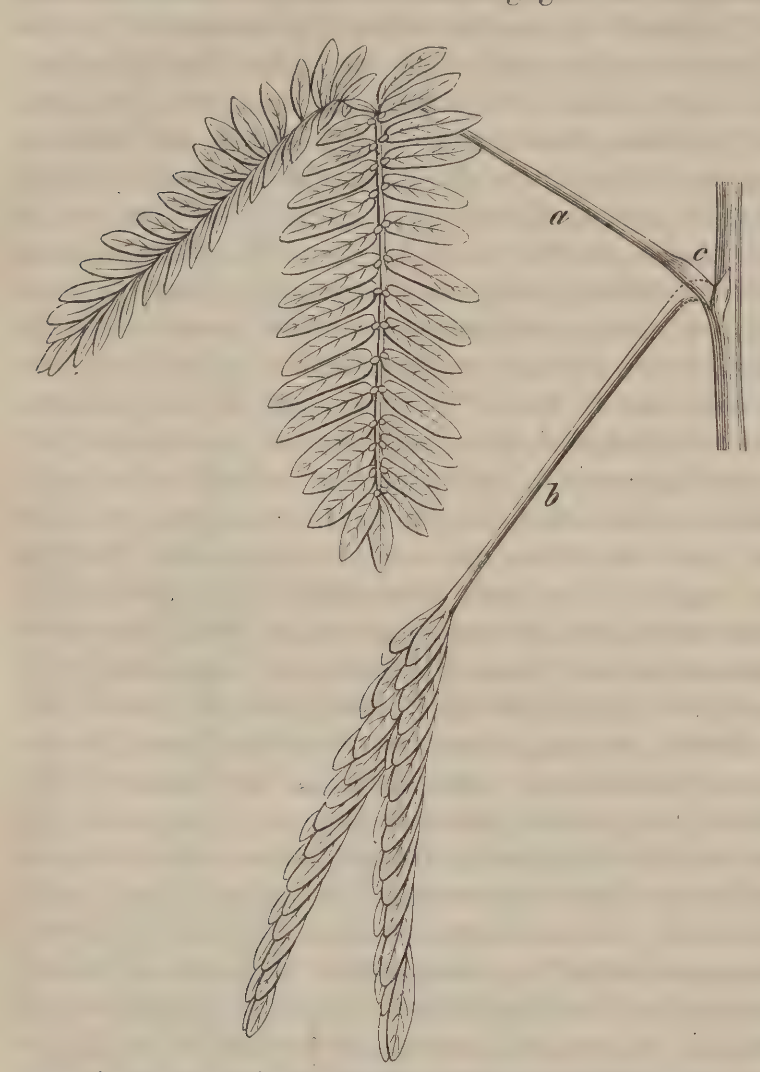


Fig. 29. Das Blatt ist bei *a* im ungereizten, bei *b* im gereizten Zustand in natürl. Grösse dargestellt. *c* Bewegungsgelenk des primären Blattstiels.

Die nicht reizbare Gelenkhälfte greift also nur durch ihre positive Spannung, durch diese aber auch wesentlich in die Reizbewegung bei Mimosa pudica ein, die gleicherweise durch das Gewicht des Blattes und bis zu einem gewissen Grade auch durch die negative Spannung der Epidermis der unteren Gelenkhälfte verstärkt wird. Die activen Zellen dieser Gelenkhälfte verkleinern sich nämlich, der geringern Dehnbarkeit ihrer Wandungen halber, in geringem Grade; indem aber die gereizten Zellen erschlaffen, wird die untere Gelenkhälfte noch weiter durch die aus der positiven Spannung der oberen Gelenkhälfte und dem Gewicht des Blattes entspringende Pressung comprimirt. Dabei kann die entweder gar nicht oder jedenfalls nur wenig reizbare und negativ gespannte Epidermis der unteren Gelenkhälfte zunächst mitwirken, wird indess bei weitgehender Contraction die Incurvation des Gelenkes sogar abschwächen, wenn sie, wie das

1) Ausführlich sind fremde und eigene Beobachtungen in meinen Physiolog. Unters. 1873, p. 3 ff. mitgetheilt.

häufiger vorkommt, dann positiv gespannt wird. Eine gewisse Contraction kommt übrigens in dem reizbaren Parenchym auch ohne die angeführten Compressionen zu Stande. Nach vorsichtiger Entfernung der oberen Gelenkhälfte bleibt die untere Gelenkhälfte noch reizbar, und wenn der Blattstiel kurz weggeschnitten wird, so ist die Amplitude der Bewegung zwar erheblich verringert, jedoch nicht ganz aufgehoben, und selbst dann kommt eine freilich sehr geringe Bewegung zu Stande, wenn die Epidermis sehr vorsichtig von der unteren Gelenkhälfte entfernt ist. Da freilich die Reizbarkeit durch diese Eingriffe geschädigt wird, so kann aus solchen Erfahrungen nicht genauer bemessen werden, welcher Verkürzung das sensitive Parenchym ohne eine von Aussen kommende Compression fähig ist.

Nach den Spannungserscheinungen an gereizten und ungereizten Gelenken zu urtheilen, sind die mittleren Parenchymschichten des unteren Gelenkwulstes am meisten reizbar. Es ist das von einiger Bedeutung, weil in diesen Zelllagen, übrigens auch in dem dem Gefässbündel näheren Parenchymgewebe, communicirende Intercellularräume bestehen, welche den äusseren Zelllagen fehlen. Falls also aus Zellen dieser in einer Reizbewegung Wasser austritt, muss dasselbe innerhalb der Wandungen oder von Zelle zu Zelle fortbewegt werden, während für diesen Zweck in den inneren Zelllagen das Intercellularsystem zur Verfügung steht.

In der That lässt sich direct zeigen, dass während einer Reizbewegung aus Zellen der unteren Gelenkhälfte Wasser austritt, das einen Theil der Intercellularräume injicirt und in diesen theilweise in Stengel oder Blattstiel sich bewegt, zum Theil wohl auch in die obere Gelenkhälfte übertritt und zu einem kleinen Theil in das Gefässbündel eintritt[1]. Letzteres ist aus der später (§ 55) zu behandelnden Fortpflanzung des Reizes zu folgern, der Austritt des Wassers aus Gelenken aber kann direct wahrgenommen werden, wenn man von demselben den Blattstiel durch einen scharfen Schnitt abtrennt[2]. Wird dann, nach zuvorigem Aufenthalt im dampfgesättigten Raum, gereizt, so schiesst Wasser aus der Schnittfläche hervor, und bei sorgfältiger Beobachtung lässt sich feststellen, dass dasselbe zunächst aus inneren, jedoch nicht aus den innersten Parenchymschichten der unteren Gelenkhälfte kommt. Ein wenig später dringt zuweilen auch etwas Wasser aus dem entsprechenden Gewebe der oberen Gelenkhälfte hervor.

Mit der Reizbewegung wird ein Theil der zuvor luftführenden Intercellularräume injicirt, wie das plötzliche Auftreten einer dunklen Färbung anzeigt, die in gleicher Weise beobachtet wird, wenn luftführende grüne Gewebe unter der Luftpumpe mit Wasser injicirt werden. Diese Dunkelfärbung findet auch dann statt, wenn die Einkrümmung des Gelenkes durch entsprechendes Festhalten des Blattstiels verhindert ist, und wenn man Mimosa in einem weniger reizempfänglichen Zustand benutzt, kann man beobachten, wie sich von der berührten Stelle aus die Färbung sehr schnell über die ganze untere Gelenkhälfte

---

1) Aus mikrometrischen Messungen ergab sich, dass die untere reizbare Gelenkhälfte bei der Einkrümmung erheblich an Volumen abnimmt, die obere, sich verlängernde Gelenkhälfte ein klein wenig an Volumen gewinnt (l. c., p. 23).

2) Pfeffer, l, c., p. 32.

verbreitet. In den dem Gefässbündel zunächst liegenden Zelllagen bleiben, wie der anatomische Befund zeigt, die Intercellularräume mit Luft erfüllt (l. c., p. 35 ff).

Bei Mimosa pudica und bei Staubfäden der Cynareen ist also die Senkung des Turgors und die damit verknüpfte Wasserauspressung und Erschlaffung der sensitiven Zellen die Ursache der Reizbewegung, welche in habituell verschiedener Weise nach Maassgabe der in den fraglichen Organen gegebenen Dispositionen sich abspielt. In beiden Fällen sinkt deshalb mit dem Turgor die Biegungsfestigkeit der Organe und, nach der früher (II, p. 184) erwähnten Methode gemessen, fand Brücke[1]) den Ausschlagswinkel nach der Reizung der Gelenke von Mimosa pudica auf das 2—3fache vergrössert, und Hofmeister[2]) constatirte für Cynareen ähnliche Verhältnisse. Da nun eine derartige Erschlaffung gleichfalls in den gereizten Gelenken von Oxalis acetosella[3]) stattfindet und an durchschnittenen Staubfäden von Berberis vulgaris[4]) unter günstigen Verhältnissen mit einer Reizkrümmung Wasser aus der Schnittfläche hervorschiesst, so wird in diesen Organen die Reizkrümmung aller Wahrscheinlichkeit nach durch gleiche Ursachen veranlasst, wie in den beiden anderen oben behandelten Pflanzen.

Bei dem Mangel von Intercellularräumen muss in den Staubfäden von Berberis das aus den Zellen gepresste Wasser innerhalb der Zellwandungen fortgeleitet werden. Eine genügend schnelle Fortbewegung kann bei der geringen hier in Betracht kommenden Wassermenge kein Bedenken erregen, und damit aus den Zellen der Staubfäden der Cynareen und des Gelenkes von Mimosa pudica das Wasser so schnell austritt, wie es die Reizbewegung erfordert, brauchen die Zellwandungen keine grössere Filtrationsfähigkeit als Thierblase zu besitzen[5]).

Die durch Reizung erzielte Turgorsenkung und demgemäss die Bewegungskraft erreicht sicher oft sehr ansehnliche Werthe. Durch Ermittelung des Gewichtes, welches zum Ausziehen der Staubfäden von Cynara scolymus auf die zuvorige Länge nöthig ist, ergibt sich, dass der Turgor jedenfalls um mehr als eine Atmosphäre sinkt[6]), und eine Senkung von mindestens 2—5 Atmosphären berechnet sich für Mimosa pudica aus der zum Aufhalten der Reizkrümmung nöthigen Kraft[7]).

Um indess mit Sicherheit die Senkung des vom Zellinhalt gegen die Wandung ausgeübten Druckes als Ursache der Reizbewegung zu erweisen, bedurfte es des Nachweises, dass diese nicht etwa Folge einer Steigerung der elastischen Kraft der Zellhaut sei, denn durch solche würde gleichfalls eine Verkleinerung der Zellen unter Auspressung von Wasser zu Stande kommen. Thatsächlich bleibt aber, wie ich zeigte[8]), die Elasticität der Wandungen in den Staubfäden der Cynareen während der Reizbewegung unverändert. Dieses lehrten Ver-

---

1) J. Müller's Archiv für Physiol. 1848, p. 440.

2) Pflanzenzelle 1867, p. 311; Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 145.

3) Pfeffer, l. c., p. 74. 4) Pfeffer, l. c., p. 158. 5) Näheres Pfeffer, l. c., p. 124.

6) Pfeffer, l. c., p. 122, u. Osmotische Unters. 1877, p. 179.

7) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 111. Hier ist Näheres über die Ausführung des Experiments nachzusehen.

8) Physiol. Unters. 1873, p. 116.

suche mit eben contrahirten und mit expandirten, aber durch Chloroform unempfindlich gemachten Staubgefässen, und zum Ueberfluss wies ich nach, dass auch im Moment der Reizung der Elasticitätsmodulus der Zellhaut nicht gesteigert wird. Es geht dieses daraus hervor, dass das Gewicht, welches den eben contrahirten Staubfaden gerade auf die frühere Länge zu dehnen vermag, auch ausreicht, um jede Contraction bei einer Reizung zu verhindern, was ja dann nicht der Fall sein könnte, wenn durch vorübergehend gesteigerte elastische Kraft der Wandungen Wasser aus den Zellen gepresst würde. Die Ausführung dieser Versuche mag im Original (p. 110, 117) nachgesehen werden.

Welche Vorgänge innerhalb der Zelle die Herabdrückung des vom Zellinhalt gegen die Wandung ausgeübten Druckes herbeiführen, bedarf freilich noch näherer Ermittlung, und nur mit Wahrscheinlichkeit darf man annehmen, dass eine Senkung der osmotischen Arbeitskraft die Ursache der Contraction wird. Eine solche Senkung muss dann ebenso wirken, wie in dem früher benutzten Beispiel (p. 233), in welchem Wasser in einen elastisch dehnbaren Schlauch getrieben wurde und der nachlassenden Thätigkeit der Pumpe, so schnell es eben die Filtration des Wassers durch die Wandung erlaubt, eine Contraction auf dem Fusse folgte.

Indem wir unten auf die Bedingungen, unter welchen obige Hypothese begründet ist, zurückkommen, machen wir hier auf das bedeutsame Factum aufmerksam, dass die im Inneren der Zelle durch Reizung geschaffenen Veränderungen nur transitorisch sind und die zur Wiederausdehnung der contrahirten Organe nöthigen Zustände sich unabhängig von der Reizbarkeit wieder herstellen [1]. Denn wenn auch durch sofort nach der Contraction vorgenommene Chloroformirung die Wiederkehr der Reizbarkeit verhindert wird, gehen doch Staubfäden von Cynareen und Gelenke von Mimosa pudica auf die dem reizempfänglichen Zustand entsprechende Stellung zurück, und eben das beobachtet man an Gelenken von Mimosa, in denen die Rückkehr der Reizbarkeit durch genügend schnell aufeinanderfolgende Stösse verhindert wird [2]. Nach Sistirung dieser Stösse oder der Chloroformwirkung stellt sich die Reizbarkeit allmählich wieder ein, es kommt also offenbar etwas hinzu, das mit den expandirenden Kräften nicht nothwendig verknüpft ist, indess diese vorübergehend herabzudrücken vermag. Offenbar wird letzteres erreicht durch eine Vernichtung des Gleichgewichtszustandes, dem die im Organismus gegebenen Constellationen immer wieder zustreben, und diesem Streben entspringt eben die Wiederausdehnung der gereizten Organe.

---

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 143; Osmot. Unters. 1877, p. 192.

2) Wird Mimosa pudica chloroformirt, so erheben sich die Blattstiele etwas und die Biegungsfestigkeit der Gelenke nimmt ein wenig zu. Solches wird nicht beobachtet, wenn die Erhebung des gereizten Gelenkes durch schnell aufeinander folgende Stösse erzielt wird (Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 61 u. 64). Vorübergehend erhebt sich übrigens nach einer Reizbewegung der Blattstiel über das Niveau, welches er fernerhin als Gleichgewichtslage annimmt (l. c., p. 58). — Werden Stösse gegen das primäre Gelenk in kurzen Intervallen applicirt, so ist die Reizbarkeit dauernd sistirt, wenn aber die Stösse in Zwischenräumen von mehr als 2 Minuten aufeinander folgen, wird von Zeit zu Zeit eine Reizbewegung ausgelöst. Bei schwächeren Erschütterungen scheint nach Beobachtungen von Desfontaines, Göppert und Hofmeister Mimosa pudica nicht nur in die ausgebreitete Stellung zurückzukehren, sondern nun auch durch einen stärkeren Stoss reizbar zu sein (Pfeffer, l. c., p. 56).

Der Stoss wirkt also offenbar auf diese besondere Constellation, durch deren Vermittlung die Expansionskraft heruntergedrückt wird; — so viel lässt sich immerhin aus obigen Erwägungen folgern, wenn auch diese Verhältnisse im Näheren gänzlich unbekannt sind. Um den Thatsachen vorläufig Rechnung zu tragen, mag man immerhin die Ursache der Receptivität in dem Hinzukommen eines Körpers oder, allgemeiner gesagt, einer molecularen Constellation suchen, die durch Stoss gleichsam explosionsartig zerstört wird und hierbei die bisherige Anordnung innerhalb der Zelle vorübergehend so stört, dass eine Senkung der Expansionskraft eintritt. Um wieviel diese herabgeht, das hängt wieder von der supponirten explosionsfähigen Masse ab, denn wenn ein durch schnell aufeinander folgende Stösse unempfindlich gehaltenes Gelenk von Mimosa pudica nach kurzer Ruhezeit gereizt wird, findet eine nur geringe Senkung statt und es bedarf einer gewissen Zwischenzeit, ehe die volle Bewegungsamplitude wieder ausgelöst wird [1].

Zellmechanik der Reizbewegungen. Der vom Zellinhalt gegen die Zellwandung ausgeübte Druck, der Turgor der Zelle also, hängt nicht ganz allein von osmotischer Leistung ab, und demgemäss könnte auch die entsprechende Variation eines anderen der in der Expansionskraft mitwirksamen Factoren die Ursache der Reizbewegungen werden. Ausser durch Osmose könnte auch durch Quellung des Protoplasmas Expansionskraft entstehen, also gleichfalls durch wasseranziehende Wirkung, die aber von ungelösten Theilen ausgeht, ferner könnte der Protoplasmakörper, wie der der Myxomyceten, Eigengestaltungen anstreben und so nöthigenfalls einen einseitig gerichteten, also nicht mehr hydrostatischen Druck ausüben. Immer aber ist zur Herstellung der Turgescenz eine osmotische Spannung nöthig, da der Zellsaft dem Protoplasmakörper als Stützpunkt dient und letzterer gegen die Zellwand nicht mehr ansehnlichen, gleichviel wie entstehenden Druck ausüben kann, wenn nicht durch die osmotische Spannung im Zellsaft der Protoplasmakörper gegen die Wand gepresst wird. Aus diesen Erwägungen ergibt sich aber sogleich, dass durch Einwirkung von Salzlösungen nicht nur der osmotische Druck, sondern auch die aus allfälligen anderen Ursachen entspringende Expansionskraft aufgehoben wird, und ohnehin wird durch Salzlösungen, auch wenn diese nicht eindringen, dem Protoplasma Quellungswasser entzogen. Ueber den Turgorzustand in gereizten Organen kann die vergleichende plasmolytische Methode natürlich dann keinen Aufschluss geben, wenn, wie bei Mimosa, Cynareen u. s. w., die Veränderungen nur vorübergehend sind und in Schnitten aus den gereizten Objecten die dem expandirten Zustand entsprechenden Verhältnisse sich herstellen [2]. Diese Umstände hat de Vries in seinen plasmolytischen Experimenten nicht in Erwägung gezogen, vielmehr jede durch Salzlösungen rückgängig zu machende Dehnung ohne weiteres als Erfolg einer gesteigerten osmotischen Leistung angesprochen.

Die ansehnliche Kraft, mit der bei Mimosa und Cynareen die Reizbewegungen ausgeführt werden, macht ein einfaches Gestaltungsstreben des Protoplasmas als Ursache der Expansion und Contraction unwahrscheinlich, da die in gewöhnlichen vegetativen Zellen enthaltenen Protoplasmakörper schon einem geringen Drucke nachgeben. Die nächste Ursache der Contraction würde demgemäss in einer Senkung der Wasser in die Zellen schaffenden Pumpkraft zu suchen sein. Mag man hier nun immerhin osmotische Leistungen für wahrscheinlicher halten, so ist solches doch nicht streng zu erweisen, und möglich wäre auch, dass die von den Micellen organisirter Körper ausgehenden wasseranziehenden Wirkungen variiren. Auch solche Quellung würde einen allseitig gerichteten (hydrostatischen) Druck erzielen, dessen Existenz sich an Schnitten aus verkürzten Staubfäden von Cynara scolymus dadurch zu erkennen gibt, dass während der Verlängerung an den frei liegenden Zellen die Seitenwandung sich etwas nach Aussen wölbt [3]. Aus der Thatsache der Wasser-

---

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 59.

2) Vgl. Hilburg, Untersuchungen aus d. Bot. Institut in Tübingen 1881, Heft 1, p. 23.

3) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 132. — Die nur geringfügige Hervorwölbung der

auspressung während der Reizbewegung lässt sich nicht ohne weiteres ein Schluss auf die Ursachen der Expansionskraft des Zellinhalts machen, denn Wasserauspressung tritt eben immer ein, sobald die vom Zellinhalt ausgehende Expansionskraft geringer wird, als der von der Zellwandung ausgeübte Gegendruck, und gleichviel, wie dieses Missverhältniss plötzlich hergestellt ist, erfolgt eine schnelle Contraction, wenn nur die Zelle eine genügend schnelle Filtration des Wassers nach Aussen gestattet. Dagegen kann, so lange nicht Diosmose gelöster Körper damit eingeleitet wird, eine Steigerung der Filtrationsfähigkeit der Plasmamembran die Ursache der Contraction nicht werden[1]). Irrige Anschauungen, die ich in dieser Richtung hegte, wurden durch meine »Osmotischen Untersuchungen« widerlegt, aus deren Resultaten sich auch ergibt, dass beliebige Modificationen der Filtrationsfähigkeit der Zellhaut keine Reizcontraction herbeizuführen vermögen. Osmotisch wirksame Körper können aber in nennenswerther Menge bei einer Reizbewegung nicht mit dem Wasser aus den Zellen austreten, da ein mit Wasser injicirter und in Wasser liegender Staubfaden, wiederholt gereizt, immer wieder zur ursprünglichen Länge zurückkehrt. Dieses wäre aber nicht möglich, wenn mit dem Wasser osmotisch bedeutungsvolle Stoffe austräten, die in diesem Experimente sicher theilweise dem Staubfaden entzogen würden und deshalb nicht in die sich wieder ausdehnenden Zellen hätten zurücktreten können. Durch diese Versuche, übrigens auch durch andere Erwägungen, wird die von vornherein sehr unwahrscheinliche Annahme widerlegt, dass die Contraction erfolge, indem durch Reizung die in der Zellwandflüssigkeit imbibirten Körper eine gesteigerte osmotische Wirkung erlangen.

Wie obige Kritik zeigt, ist also Natur und Art der Vorgänge, in Folge derer die Expansionskraft in Zellen durch Stoss sinkt, noch näher zu bestimmen. Ein weiteres Eindringen darf übrigens durch fernere Forschungen erhofft werden, und vielleicht gelingt es, ein geeignetes Object zu finden, in dem eine sichtbar werdende Reaction den Vorgang im Innern der Zelle näher zu präcisiren vermag. Ich erinnere in dieser Hinsicht an die Bd. II, § 53 zu besprechende Zusammenballung in dem Zellsaft der Drüsenhaare von Drosera, ein Vorgang, der zwar nicht die Ursache der Reizbewegung dieser Haare ist, der jedoch zu einer Contraction führen würde, wenn z. B. in Filamenten von Cynara auf solchem Wege ein osmotisch wirksamer Körper ausgefällt würde. Natürlich würde eine Entstehung osmotisch weniger wirksamer, jedoch löslicher Stoffe denselben Erfolg haben. Nach dem ungemein rapiden Verlauf besagter Ausfällung in den Drüsenhaaren von Drosera muss man auch die Möglichkeit zugeben, dass eine zur Herabsetzung des Turgors führende Reaction genügend schnell im Zellsaft verlaufen könnte, doch möchte ich eher glauben, dass in den Reizcontractionen der hierzu führende Vorgang im Protoplasma sich abspielt. Sollte ein solcher Vorgang in letzterem nicht durch gelöste, sondern durch ungelöste Stoffe vermittelt werden, so handelt es sich doch in jedem Falle um plötzliche Variation der Anziehungskraft gegen Wasser oder, falls die Eigengestaltung des Protoplasmas ins Gewicht fällt, der Micellen unter sich[2]).

Seitenwand und die relativ ansehnliche Längenzunahme der Zellen erklärt sich daraus, dass, wie Bd. II, § 3 mitgetheilt ist, die Wandungen in den Staubfäden der Cynareen am dehnbarsten in Richtung der Längsachse der Zellen sind.

1) Vgl. I, § 11. Allerdings ist, auch wenn keine Diosmose stattfindet, die Qualität der für die osmotische Leistung maassgebenden Membran für die zu Stande kommende Druckhöhe von Bedeutung, doch ist aus verschiedenen Gründen sehr unwahrscheinlich, dass die nambafte Senkung des Turgors in der Reizbewegung durch eine Veränderung in der Plasmamembran erzielt wird.

2) Vines (Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 1, p. 146) möchte, ohne übrigens irgend einen maassgebenden Grund anzuführen, durch eine active Contraction des Protoplasmas die Reizcontraction und die damit verknüpfte Austreibung von Wasser erklären. Offenbar hat aber Vines sich den bezüglichen Zellmechanismus nicht genügend klar gemacht, denn er verkennt augenscheinlich die Bedeutung der elastisch gespannten Zellwand und übersieht, dass ein Wasseraustritt durch Filtration unter Druck auch dann zu Stande kommt, wenn die Contraction durch nachlassende osmotische Pumpkraft verursacht wird. Die Bemerkung Vines', die Schnelligkeit der Contraction sei mit Variation osmotischer Action unvereinbar, entspringt wohl nur mangelhafter Ueberlegung der Sachlage. Denn für die Schnelligkeit der Filtration

In den Zellen der Staubfäden von Centaurea jacea ist in Folge der Reizung keine zu einem Aufschluss über den inneren Vorgang geeignete Aenderung zu bemerken, und auch wenn die in Folge einer Reizung angestrebte Bewegung durch ein entsprechendes Festhalten der Filamente gehindert ist, bleibt der Protoplasmakörper der Wandung angepresst[1]), wie es ja immer der Fall sein muss, wenn ein genügender Rest von Expansionskraft verbleibt. Andernfalls würde der Protoplasmakörper von der Wandung zurückweichen können, und das wurde u. a. in Folge von Druckwirkungen von Nägeli[2]) an Spirogyra, von Hofmeister[3]) an Nitella beobachtet. Wären die Wandungen der Zellen dieser Pflanzen durch Turgor genügend verlängert gewesen, so würde natürlich durch einen solchen Eingriff eine entsprechende Contraction erfolgen. Welche inneren Ursachen in diesen Fällen die Abhebung des Protoplasmakörpers verursachen, bedarf gleichfalls noch näherer Ermittlung.

Sollte die Ursache der Reizbewegung von Mimosa pudica u. s. w. in einem Herabgehen der osmotischen Leistung liegen, so wird es sich offenbar nur um wieder rückgängig zu machende molekulare Umwandlungen (etwa um Bildung osmotisch weniger wirksamer Molekülverbindungen) handeln können (vgl. I, § 11), da nach dem Rückgang die zuvorige Biegungsfestigkeit in dem Gelenke von Mimosa wieder hergestellt wird. In den Ranken, in Wurzeln u. a. dürften indess durch Contact auch Stoffmetamorphosen veranlasst werden, die, so wenig wie das Wachsen selbst, nicht wieder rückgängig werden. Ueberhaupt mögen wohl die inneren Vorgänge nicht in allen Reizbewegungen identisch sein, und wenn, wie es scheint, in Ranken und in Drüsenhaaren von Drosera durch Contactreiz die Zuwachsbewegung der neutralen Achse beschleunigt wird, so dürfte man auf eine durch den Reiz erzielte Steigerung des Turgors, wenigstens auf der convexen Flanke, schliessen (II, § 49). Eine Variation des Turgors ist aber nach den früher mitgetheilten Experimenten als mechanische Ursache der Reizbewegung von Ranken als erwiesen anzusehen. Ob nun gerade, wie de Vries[4]) annimmt, die Neubildung organischer Säuren, resp. von Salzen dieser, die Steigerung des Turgors bedingt, ist möglich, aber nicht so erwiesen, dass man diesen Vorgang schon mit Sicherheit als die Folge des Contactreizes hinstellen könnte. Da hier nicht auf eine weitläufige Discussion dieses Gegenstandes eingegangen werden kann, so sei hier nur darauf hingewiesen, dass z. B. ohne tiefer eingreifende Metamorphosen, etwa durch Dissociation von Molekülverbindungen, eine osmotisch wirksamere Lösung entstehen könnte, und solche Dissociation könnte auch noch fernerhin mitwirken, um in den mit dem Wachsthum an Volumen zunehmenden Zellen eine Senkung des Turgors zu verhüten[5]). Auch dann wäre es ja wohl möglich, dass organische Säuren, resp. deren Salze, die, wo sie gelöst sind, auch osmotisch wirken (vgl. I, § 11), die Variation und die Erhaltung des Turgors vermitteln. Vielleicht bieten auch in dieser Hinsicht verschiedene einzelne Pflanzenorgane Unterschiede.

Als Thatsache, die aber noch eines näheren Studiums bedarf, um sie in Connex mit

---

ist es ja überhaupt gleichgültig, ob die Anziehungskraft zwischen den in der Zelle vorhandenen festen oder gelösten Partikeln einerseits und Wasser anderseits verringert wird, und irgend eine plötzliche Schwankung wechselseitiger Anziehungskräfte erfordert jede Erklärung der Reizbewegungen. Im Texte ist übrigens auf plötzliche Reactionen, die gelöste Körper in der Zelle treffen, hingewiesen, und die Chemie weiss doch nur, dass im Allgemeinen Reactionen zwischen gelösten Körpern am schnellsten verlaufen.

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 138, u. Bot. Ztg. 1875, p. 290, Anmerkung. — Die Zusammenballungen, welche Heckel in den Staubfäden von Berberis beobachtete, waren durch contrahirende Mittel oder durch Tödtung erzielte Artefacte. Vgl. die Kritik dieser Arbeiten in Bot. Ztg. 1875, p. 289, u. 1876, p. 9.

2) Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 1, p. 13. 3) Pflanzenzelle 1867, p. 303.

4) Sur l. causes d. mouvements auxotoniques 1880, p. 9; Bot. Ztg. 1879, p. 830 u. 851. Vgl. § 67.

5) Man muss hier übrigens auch als Möglichkeit ins Auge fassen, dass, wenn der osmotische Druck im Zellsaft während des Wachsens nur constant bleibt, eine jede, auch nicht auf osmotischem Wege im Protoplasma entstehende Druckkraft den Ueberschuss von Expansionskraft schaffen könnte, welcher die eine Seite des sich krümmenden Organes schneller wachsen macht.

den in der Reizbarkeit thätigen Factoren zu bringen, sei hier mitgetheilt, dass nach Bert[1] das primäre Gelenk von Mimosa pudica immer etwas kühler als der Stengel oder der Blattstiel ist, mit der Reizbewegung aber eine kleine Erwärmung eintritt, die indess nicht ausreicht, um die Temperatur des Gelenks auf die des Stengels zu erhöben. Die Messungen wurden mittelst thermoelektrischer Nadeln und eines Multiplicators ausgeführt.

Die speziell im Blatt von Dionaea muscipula verfolgten elektrischen Ströme werden in § 90 (Bd. II) besprochen.

Historisches. Die obige Darlegung des Zellmechanismus in den Reizbewegungen von Mimosa pudica und Staubfäden der Cynareen basirt auf meinen Physiologischen Untersuchungen (1873)[2]) und auf einigen Ergänzungen, die durch meine Osmotischen Untersuchungen (1877, p. 188) ermöglicht wurden. Der nächste Erfolg jener Untersuchungen war der exacte Nachweis, dass die Zellhaut nur vermöge ihrer elastischen Spannung wirkt, die Veranlassung zur Bewegung aber auf der veränderlichen Expansionskraft des Zellinhalts beruht. In dieser Hinsicht bestanden keine übereinstimmenden Anschauungen, und entscheidende Versuche gab es nicht. Denn wenn auch in Brücke's[3]) in anderer Hinsicht bahnbrechender Arbeit die Reizbewegung von Mimosa pudica als Folge der mit Wasseraustritt verbundenen Erschlaffung der Zellen in der reizbaren Gelenkhälfte erkannt wurde, so ging doch unser Autor auf die inneren Ursachen dieses Vorgangs nicht weiter ein, und es musste unbestimmt bleiben, ob die zur Contraction führende Variation im Zellinhalt oder in der Zellhaut zu suchen ist. Cohn[4]) liess die Frage, ob Zellhaut oder Protoplasma activ seien, thatsächlich unentschieden, und wenn er weiterhin das Protoplasma als das eigentliche Contractile ansah, so war doch damit der Zellmechanismus nicht weiter erklärt, obgleich Cohn mit Recht die elastischen Eigenschaften der dehnbaren Wandungen betont, und Cohn scheint, wie auch Unger[5]), die Contraction der Zelle durch eine einfache Formänderung dieser, ohne Wasseraustritt, zu Stande kommen zu lassen. Dagegen sieht Hofmeister[6]) die Zellhaut als den reizbaren Theil an, indem er sich dabei auf unrichtige und z. Th. unklare Argumentationen stützt.

Die allmähliche Entwicklung der Erkenntniss, wie die Krümmungen im Gelenke von Mimosa pudica durch den Antagonismus der Gelenkhälften zu Stande kommen, ist in meinen Physiolog. Unters. (p. 3) geschildert. Nachdem Lindsay (1790) die Bewegung des Hauptblattstiels auf Expansion der oberen Gelenkhälfte geschoben hatte, erkannten Burnett und Mayo[7]) die untere Gelenkhälfte als die allein reizbare, ohne indess den Mechanismus allseitig richtig aufzufassen. Nachdem dann allmählich durch Dutrochet, Treviranus, Mohl bestimmtere Vorstellungen über die Spannung des Parenchyms gegen das Gefässbündel angebahnt waren, stellte Brücke (l. c.) fest, dass allein die Erschlaffung des Parenchyms der reizbaren Hälfte die Ursache der Einkrümmung der Gelenke wird.

Auf Verbreitung und Besonderheiten auffälliger Reizbewegungen kann in Folgendem nur in Kürze hingewiesen werden. Bewegungen in Gelenken, die sich denen von Mimosa pudica anschliessen, finden sich bei vielen Mimoseen und Oxalideen. Von ersteren sind u. a. Neptunia oleracea und Desmanthus plenus sehr reizbar; von letztern ist das

---

1) Mémoir. d. l'Acad. d. Bordeaux 1870, Bd. 8, p. 43, u. Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 895.

2) Aeltere Anschauungen, dass die Spiralgefässe die contractilen Theile seien u. s. w., sind in den »Physiol. Unters.«, p. 1 ff., angeführt. Einen Versuch einer mechanischen Erklärung der Reizbewegung von Mimosa machte auch schon Ray in Historia plantarum 1686, p. 1. Vgl. auch Sachs, Geschichte d. Botanik 1875, p. 579.

3) Archiv f. Physiologie 1848, p. 443.

4) Abhandlg. d. schles. Ges. f. vaterl. Cultur 1861, Heft 1, p. 28. — Weiterhin verglich Cohn die contractilen Zellen einfach Muskeln (Zeitschrift f. wiss. Zoologie v. Siebold u. Kölliker 1863, Bd. 12, p. 366).

5) Bot. Ztg. 1862, p. 112, u. 1863, p. 350.

6) Pflanzenzelle 1867, p. 300. Vgl. ferner Flora 1862, p. 502, u. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 6 u. 128.

7) Quarterly Journal of Science, Literat. and Arts 1827, Bd. 24, p. 79, u. 1828, Bd. 25, p. 434. — Hier sind Lindsay's Beobachtungen mitgetheilt.

in Gewächshäusern verbreitete Biophytum sensitivum als sehr empfindlich bekannt[1]). Uebrigens finden sich alle wünschbaren graduellen Abstufungen zu weniger reizbaren Pflanzen, und auf starke Erschütterungen reagiren wohl alle Gelenke. Eine Reizbewegung auf solche kräftigere Eingriffe hat Mohl[2]) für Robinia pseudacacia, viscosa, hispida, Meyen[3]) für Gleditschia triacantha beobachtet. Es bedarf an diesen u. a. Pflanzen einiger kräftiger Erschütterungen, um eine merkliche Bewegung zu erzielen. Jedenfalls sind an vielen dieser Pflanzen auch schon die Cotyledonen reizbar, wie de Candolle[4]) für Mimosa pudica, Darwin[5]) für Oxalis sensitiva, Smithia sensitiva, auch für einige Arten des Genus Cassia constatirte. — Ob in den Reizbewegungen der jugendlichen, noch nicht ganz ausgewachsenen Blätter ein gewisser Zuwachs in den Gelenken zu Stande kommt, ist noch nicht untersucht.

Dionaea und Aldrovanda. Unter Verweisung auf die Arbeiten von Ch. Darwin[6]), Munk[7]) und Batalin[8]) können hier nur kurze Andeutungen über die durch Stoss erzielten Bewegungen des Blattes von Dionaea muscipula gegeben werden. Das Zusammenschlagen erfolgt, wie es aus Fig. 31 in Bd. I, p. 235 zu ersehen ist, so, dass die Randstacheln wie Schneidezähne ineinandergreifen, und zwar wird dieses durch Convexwerden der Blattfläche erzielt. Abgesehen von der nur passiv sich verhaltenden Marginalzone, scheint das ganze Blatt (d. h. die zwei Blattlappen) bei der Bewegung betheiligt zu sein. Nach Batalin's Messungen würde die ansehnlichste Krümmung in einer dem Mittelnerv parallelen Zone der Lamina stattfinden, und der Mittelnerv, wenn überhaupt, jedenfalls nur wenig an der Bewegung betheiligt sein, während nach Darwin (l. c., p. 286) insbesondere die Rippe ansehnliche Bewegung vermittelt. Nach Batalin (l. c., p. 110) verkürzt sich mit dem Oeffnen die Unterseite des Blattflügels nicht, es wird also hier mit dem Oeffnen ein gewisses Wachsthum erzielt. Uebrigens spricht keine Erfahrung dagegen, dass eine analoge Zellmechanik wie bei Mimosa pudica die Ursache der Reizbewegung ist, ohne dass ein zwingendes Argument hierfür beigebracht wäre. Munk hat sich denn auch nach Wahrscheinlichkeitsgründen für solche Analogie erklärt und gezeigt, dass die mehr beiläufige Discussion Darwin's über den Zellmechanismus dem Sachverhalt kaum entspricht. Batalin's Erörterungen über diese Zellmechanik sind unklar.

Es scheint, wie bei Mimosa, nur das sich verkürzende Parenchym der Blattoberseite reizempfänglich zu sein, und demgemäss nur dann, wenn ein genügender Druck oder Stoss gegen dieses gerichtet wird, eine Bewegung zu erfolgen, die sich, aus gleichen Gründen wie bei Mimosa, über das ganze sensitive Parenchym verbreitet. Nach Munk (l. c. p. 103) bewirkt ein Druck auf eines der in Dreizahl auf jeder Blattfläche befindlichen Haare nur deshalb eine Reizung, weil diese Haare vermöge ihrer Insertion stark auf das reizbare Blattparenchym drücken, das Haar selbst ist aber in seinem freien Theil gar nicht reizbar, und kann bei genügender Vorsicht hinweggeschnitten werden, ohne dass eine Bewegung erfolgt. Durch das Erschlaffen der Haarbasis in Folge der Reizung wird es nach Munk dem Haare ermöglicht, sich seitlich zu biegen, wenn es der gegenüberliegenden Blattfläche angepresst wird, und nach diesem Autor besteht das von Darwin an der verengerten Stelle des Haares angenommene Gelenk nicht. Ueber die Wirkung leichter, aufeinanderfolgender Stösse vgl. p. 226 Anmerkung.

Bei Aldrovanda vesiculosa ist der Bewegungsmechanismus augenscheinlich ähnlich wie bei Dionaea. Die Blätter jener Pflanzen klaffen übrigens nur bei höherer Temperatur, sind aber dann leicht durch Berührungsreiz zum Schluss zu bringen. Näheres ist zu ersehen bei Stein, Bot. Ztg. 1874, p. 389; Cohn, Beiträge zur Biologie 1875, I, Heft 3, p. 71; Darwin, Fleischfressende Pflanzen 1876, p. 290.

---

1) Aufzählungen bei Meyen, Physiologie 1839, Bd. 3, p. 539; Dassen, in Wiegmann's Archiv f. Naturgeschichte 1838, Bd. 1, p. 347. — Die Literatur für Oxalis acetosella u. a. ist in meinen Physiol. Unters., p. 68, angeführt.

2) Vermischte Schriften 1845, p. 372. 3) L. c., p. 540.

4) Physiologie, übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 647.

5) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 105 u. 107.

6) Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 258.

7) Die elektrischen u. Bewegungs-Erscheinungen am Blatte der Dionaea 1876, p. 97.

8) Flora 1877, p. 105. — Einige Beobachtungen auch bei de Candolle, Archiv. d. scienc. physiqu. et naturell. de Génève, 1876.

Alle Cynareen scheinen mehr oder weniger reizbare Staubgefässe zu besitzen, doch kommen in gleicher Weise sich contrahirende Filamente auch bei einzelnen Pflanzen aus andern Abtheilungen der Compositen vor, z. B. bei Cichorium intybus und Telekia speciosa[1]. Eine weitgehende elastische Dehnbarkeit der Wandungen besitzen auch manche nicht auffallend reizbare Staubgefässe, wie die von Helianthus annuus[2]).

Von andern Staubfäden schliessen sich, wie schon erwähnt, die von Berberis, ebenso die von Mahonia, offenbar an den Bewegungsmechanismus von Mimosa pudica an. Die gleichfalls reizbaren Staubfäden von Sparmannia africana, Helianthemum, manchen Cistus-Arten, von Opuntia und Cereus müssen noch näher untersucht werden. In diesen Staubfäden scheint eine gegen die Blumenblätter hinzielende Bewegung bevorzugt zu sein, doch soll ihnen auch die Fähigkeit zukommen, seitliche und zwar auf der Contactseite concave Krümmungen auszuführen. Nähere Aufhellung über den Bewegungsmechanismus bringen die vorliegenden Untersuchungen nicht. Die wesentliche Literatur ist angegeben bei Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 764; Kabsch, Bot. Ztg. 1861, p. 353; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 311. Hierzu kommen noch aus jüngerer Zeit einige Beobachtungen Heckel's, Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 49.

Reizbare Narben besitzen Mimulus und andere Scrophularineae, Martynia, Bignoniaceae u. a. Pflanzen, bei denen die spreizenden Narben in Folge einer Berührung zusammenschlagen. Auch über diese Objecte, sowie über den reizbaren Narbentheil von Goldfussia anisophylla, ist der Bewegungsmechanismus noch nicht kritisch bearbeitet. Die Literatur ergibt sich aus den Citaten in meinen Physiol. Untersuchungen. Einige Beobachtungen Heckel's finden sich in Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 702.

Einige Fälle, in denen es zweifelhaft ist, ob eine hierher gehörige Reizbarkeit vorliegt, sind in meinen Physiol. Untersuchungen citirt. Dass die Bewegungen der Griffelsäule von Stylidium adnatum nicht zu diesen Berührungsreizen gehören, ist II, p. 192 mitgetheilt, und nach diesen Erfahrungen bedürfen auch die für andere Arten von Stylidium vorliegenden Angaben von Reizbarkeit erneuter Prüfung.

Contactreize.

§ 53. Ausser an den schon behandelten Ranken werden auffallende Bewegungen durch Contact mit einem festen Körper an Blättern von Drosera, Pinguicula und an Wurzeln erzielt. In letzteren bewirkt eine dauernde Berührung der Spitze eine Krümmung in der wachsenden Zone (Fig. 30), welche die Wurzel von der Contactstelle hinwegführt, während ein Contact der wachsenden Region in dieser, analog wie bei Ranken, eine nach dem berührenden Körper hin concave Krümmung erzeugt. Die Krümmungsrichtung fällt also gerade entgegengesetzt aus, je nachdem die an der Beugung selbst nicht activ betheiligte Spitze oder die wachsende Region gereizt wird, die also beide sensitiv sind, jedoch in spezifisch verschiedener Weise auf dauernden Contact reagiren.

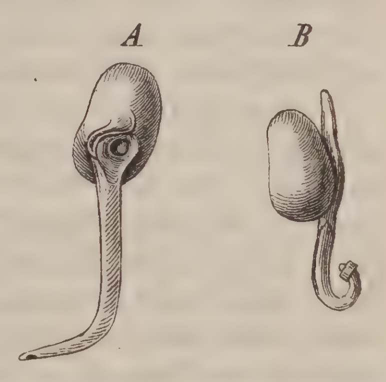


Fig. 30. *A* Keimpflanze von Vicia faba, deren Wurzelspitze einseitig, an der dunkel gehaltenen Stelle, durch Betupfen mit Höllenstein gereizt wurde. *B* Zea mais. Die Reizung geschah hier mittelst eines durch Gummischleim an die Wurzelspitze angeklebten Cartonstückchens. Die Figuren stellen die Pflanzen 28 Stunden nach Reizung der Wurzelspitzen vor. Während dieser Zeit wurden die Keimlinge im dampfgesättigten Raume gehalten.

Bei Drosera sind allein die Köpfchen der Blattdrüsenhaare empfindlich gegen Contact, die Einkrümmungsbewegung aber wird nicht durch diese Köpfchen und die näher liegende Zone der

---

1) Lit. vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 151.

2) Pfeffer, l. c., p. 107.

Haare, sondern durch die untere Partie dieser, vornehmlich durch eine der Basis nähere Zone vermittelt (vgl. Fig. 32 in Bd. I, p. 235). Bei genügend kräftigem Reiz werden auch Bewegungen in anderen Drüsenhaaren ausgelöst, deren Köpfchen unberührt blieben, und auch an der Blattlamnia treten Beugungen ein. Letztere wird bei Drosera rotundifolia mehr oder weniger hohl, während die länglichen Blätter von Drosera intermedia und anglica sich concav auf der Oberseite biegen und nöthigenfalls den reizenden Körper hakenartig umfassen. Bemerkenswerth ist, dass, wie schon Bd. II, p. 228 bemerkt wurde, die Drüsenhaare in Folge eines von dem eigenen Köpfchen ausgehenden Impulses nach dem Centrum der Blattscheibe von Drosera rotundifolia sich beugen, während ein von einem anderen Drüsenhaar übermittelter Reiz erzielt, dass mehr oder weniger nach diesem Haare hin, wie es auch aus Fig. 32 zu ersehen ist, die Krümmungen der anderen Haare gerichtet sind. Das gilt ebenfalls für die kürzeren Drüsenhaare der Blattmitte, die bei Reizung des eigenen Drüsenköpfchens sich gar nicht krümmen. Diese Bewegungen sind mit Rücksicht auf die Verdauung von Insekten bedeutungsvoll, indem durch dieselben die Drüsenköpfchen nach einem Punct hin dirigirt werden, und so ihr Secret über ein gefangenes Insekt ergiessen. Eine ganz genaue Convergenz wird freilich nicht erreicht, und wenn gleichzeitig von dem eigenen Drüsenköpfchen und von einem anderen Drüsenhaar ausgehende Impulse wirken, so scheinen resultirende Bewegungsrichtungen herauszukommen [1].

Die Krümmungen in Wurzeln kommen wohl zweifellos durch Wachsthum zu Stande, und solches ist auch in den Bewegungen der Drosera longifolia betheiligt. Batalin [2] fand nämlich durch Messungen an Marken, die auf der Rückseite des Blattes angebracht waren, dass mit einer hin- und hergehenden Bewegung ein Zuwachs verknüpft war, und selbst während der Ausgleichung der Krümmung die Distanz der Marken auf der zuvor convexen Rückenseite sich vergrösserte. Auch die Drüsenhaare fand dieser Forscher nach der Ausgleichung einer Einkrümmung verlängert. Ob hier eine Turgescenzänderung die Ursache der bezüglichen Wachsthumsvorgänge wird, ist noch nicht näher ermittelt [3].

Gänzlich unbekannt ist auch noch, welche Verkettung von Auslösung und Leitung die Impulse vermittelt, vermöge welcher entfernte Partien Bewegungen ausführen, die zum Theil ihrer Richtung nach durch diese Impulse orientirt werden. Die Ausgiebigkeit dieser Bewegungen, also die Intensität dieser Impulse, hängt jedenfalls von der Intensität der Reizung auch da ab, wo der sensitive und der die Bewegung ausführende Theil räumlich nicht zusammenfallen. Denn wirkt ein zu geringer Contact auf die Wurzelspitze oder das Drüsenköpfchen von Drosera, so erfolgt überhaupt keine Bewegung, und wie diese mit dem auf die Drüsen ausgeübten Reiz steigt, tritt besonders bei Drosera deutlich hervor. Ein schwacher Reiz erzeugt hier nur langsame und mässige Beu-

---

1) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 221 u. 249.

2) Flora 1877, p. 36. Hiernach scheint eine Bewegung eine Wachsthumsbeschleunigung der neutralen Achse zu bewirken.

3) Darwin's beiläufige Bemerkungen über diesen Mechanismus stimmen jedenfalls nicht mit dem wahren Sachverhalt. Bemerkenswerth ist eine Beobachtung, nach der auf der concav gekrümmten Seite der Drüsenhaare der Inhalt blasser wird (Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 230 u. 251).

gung an dem das gereizte Köpfchen tragenden Haar, während stärkerer Reiz auch Krümmung anderer, eventuell aller Haare des Blattes erzielen kann. Letzteres erfolgt sicherer und schneller, wenn gleichzeitig von mehreren Drüsenköpfchen Impulse ausgehen. Wie von der Intensität dieser das Ausmaass der zur Bewegung führenden inneren Vorgänge abhängig ist, ergibt sich ferner daraus, dass die zuletzt und wohl schwächst gereizten Tentakel ihre Krümmung frühzeitiger als die zuerst eingekrümmten Drüsenhaare ausgleichen [1].

Als Reiz wirken auf die sensitiven Drüsenköpfchen und Wurzelspitzen nicht nur der Contact an sich indifferenter Körper, sondern auch gewisse chemische Eingriffe, die übrigens analoge, wenn auch bei Drosera der zeitlichen Dauer nach abweichende Bewegungen erregen. Die Drüsenköpfchen von Drosera werden durch die spezifische Wirkung vieler stickstoffhaltiger und anderer Körper gereizt, die in Lösung applicirt werden (§ 54. — Wassercontact wirkt nicht reizend). Dagegen ist es wohl keine spezifische chemische Wirkung, sondern ein Erfolg der Verletzung, wenn nach Darwin ein einseitiges Betupfen der Wurzelspitze mit Höllenstein als Reiz wirkt, denn derselbe Erfolg wird auch durch Wegschneiden einer seitlichen Lamelle von der conischen Wurzelspitze erzielt, und zwar erfolgt hiernach, wie bei Contact, eine von der verletzten, resp. geätzten Flanke hinwegzielende Bewegung. Eine solche unterbleibt allerdings, wenn die Spitze zu stark mit Aetzmitteln behandelt wird, offenbar weil hier mit schneller Vernichtung des Lebens die Uebermittlung eines Impulses auf die bewegungsfähige Zone verhindert wird. Der Eintritt einer in der stark geätzten Zone nach dem abgestorbenen Gewebe hin concaven Krümmung ist als Erfolg der durch alleiniges Wachsthum der antagonistischen Flanke erzielten bezüglichen Spannung leicht verständlich.

Die Empfindlichkeit ist bei Drosera auf das Drüsenköpfchen und die diesem unmittelbar angrenzende Partie des Haares beschränkt. Demgemäss wirken Contact, Reibung oder chemische Reize nicht, wenn sie dem Stiele der Drüsenhaare oder einer der Blattflächen applicirt werden, und ein Drüsenhaar ist nach Wegschneiden des Köpfchens nicht mehr direct reizbar, kann aber noch durch den von einem andern Haar ausgehenden Impuls gereizt werden [2]. Bei plötzlichem Zerquetschen der Drüsenhaare erfolgt offenbar deshalb öfters keine Bewegung, weil die Tödtung verhinderte, dass auslösende Wirkung zu Stande kam.

Die durch Contact erzielten Reizbewegungen der Drüsenhaare und der Lamina von Drosera rotundifolia wurden von Roth [3] entdeckt. Nitschke [4] gab dann eine im Allgemeinen richtige Darstellung der Bewegungserscheinungen und ihrer Ausbreitung auf direct nicht gereizte Theile. Hinsichtlich der Beschränkung der Reizbarkeit auf das Drüsenköpfchen kam Nitschke nicht zu ganz richtigem Resultate. Der wahre Sachverhalt wurde durch Ch. Darwin [5] aufgedeckt, der die Kenntniss unseres Gegenstandes auch in anderer Hinsicht vielfach erweiterte, so auch den (II, § 54) zu besprechenden Unterschied zwischen mechanischen und chemischen Reizen erkannte.

Vielfache habituelle Eigenthümlichkeiten können hier nicht weiter berücksichtigt werden. Hinsichtlich der ungemeinen Empfindlichkeit sei bemerkt, dass nach Darwin (l. c., p. 24) ein Haarstückchen von 0,000822 mgr Gewicht merkliche, wenn auch schwache Einbiegung

---

1) Darwin, l. c., p. 212, 218, 235, 250. 2) Darwin, l. c., p. 208 u. 249.

3) Beiträge zur Botanik 1782, Thl. 1, p. 60. 4) Bot. Ztg. 1860, p. 229.

5) Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 1. Hier und bei Nitschke ist auch die weitere Literatur angegeben.

des Haares von Drosera und ebenso die noch zu besprechende Zusammenballung im Zellinhalt erzielte. Um reizend zu wirken, muss aber der feste Körper durch das Secret des Köpfchens bis auf dieses gelangen. Ein Reiz kann schon nach 10 Secunden eine eben wahrnehmbare Bewegung und eine deutlichere Einbiegung in 1 Minute bewirken. Die völlige Einkrümmung, welche besonders für die randständigen Drüsen eine weitgehende Bewegung erfordert, ist je nach Umständen in weniger als 1 Stunde oder auch erst in einigen Stunden bei Drosera rotundifolia vollendet, innerhalb dieser Zeiten kann auch durch Fortpflanzung des Reizes auf andere Haare eine Einkrümmung sämmtlicher nicht direct gereizter Drüsenhaare bewirkt werden. Alles dieses vollzieht sich ähnlich bei mechanischem und bei chemischem Reiz. In letzterem Falle aber dauert, sofern das Insekt oder ein Eiweissstückchen auf dem Blatte verbleibt, die Einkrümmung länger, selbst über 7 Tage, während nach einem mechanischen Reiz, auch wenn der indifferente Körper nicht entfernt wird, bald die rückgehende Bewegung beginnt und schon in einem Tage oder in noch kürzerer Zeit vollendet sein kann (vgl. Darwin, l. c., p. 8—22 u. 117).

Ausscheidung im Zellsaft. Hand in Hand mit der Reizbewegung geht eine Ausfällung im Zellsaft, welche zwar mit den die Bewegung vermittelnden Vorgängen jedenfalls höchstens in indirectem Zusammenhang steht, jedoch ein in vielfacher Hinsicht interessanter Prozess ist, der die Fortpflanzung einer Reaction von Zelle zu Zelle sehr schön demonstrirt[1]). Diese Ausfällung beginnt in der mechanisch oder chemisch gereizten Drüse und schreitet von dieser aus in dem Tentakel von Zelle zu Zelle abwärts. Man sieht dann ganz plötzlich den Inhalt der in die Reaction gezogenen Zelle durch feine ausgeschiedene Partikel getrübt, die sich mehr und mehr zu kugeligen Massen ballen. Diese bestehen wesentlich aus Eiweissstoffen und sind roth gefärbt, weil sie den im Zellsaft gelösten Farbstoff aufspeichern. Der ganze Vorgang verläuft im Zellsaft und das eine Wandschicht bildende Protoplasma setzt während dessen seine strömende Bewegung fort. Dieser Prozess spielt sich ungefähr gleichzeitig mit der beginnenden Einkrümmung ab, und erst während der Geradestreckung der Drüsenhaare werden die ausgeschiedenen Stoffe wieder aufgelöst, und zwar beginnt diese Auflösung mit den zuletzt ausgeschiedenen Massen, schreitet also von der Basis des Haares nach dessen Spitze hin fort.

Die Art und Weise aber, wie Reizbewegung und Zusammenballung im Zellsaft auf nicht direct gereizte Haare übermittelt wird, zeigt, dass es sich um zwei besondere Vorgänge handelt. Denn nach Darwin krümmen sich, wie oben mitgetheilt, die Drüsenhaare ohne Betheiligung des Köpfchens, indem eben der durch Leitung übermittelte auslösende Anstoss direct auf den bewegungsfähigen Basaltheil des Haares wirkt, während die Zusammenballung von den Drüsenköpfchen ausgeht. Es wird also in den Haaren ein Impuls hinaufgeschickt, der die Drüsenköpfchen zu Secretion anregt und zugleich veranlasst, dass von diesen aus nunmehr die Zusammenballung rückwärts fortschreitet. Nach diesen Erfahrungen scheint diese Ausscheidung im Zellsaft eher mit der Secretion der verdauend wirkenden Stoffe zusammenzuhängen und geht dann, wie diese, mit den Reizbewegungen Hand in Hand. Der Vorgang jener Ausscheidung aber ist einer Reflexbewegung zu vergleichen, da die Drüsenköpfchen die gereizten und den Reiz nach entgegengesetzter Richtung fortpflanzenden Organe sind. Ganz unterbleibt übrigens in den geköpften Drüsenhaaren nach Darwin (p. 219) die Zusammenballung nicht, ist indess viel schwächer, als in den mit Drüsenköpfchen versehenen Haaren, und hiernach scheint es, dass auch direct durch den von einem anderen Drüsenhaar ausgehenden Impuls, wenn auch langsamer und unvollständiger, jene Ausscheidung veranlasst wird. Bemerkenswerth und für fernere Aufhellung der Reaction bedeutungsvoll ist, dass, wie ich zeigte, auch ohne irgend einen Reiz Ammoniumcarbonat die Ausscheidung verursacht und Essigsäure eine Wiederauflösung veranlassen kann.

Wurzeln. Sachs[2]) fand, dass ein Anpressen der wachsenden Region der Wurzel an

---

1) Näheres Ch. Darwin, l. c., p. 33, 220, 234, 250; Francis Darwin, Quarterly Journal of Microscopical Science 1876, new ser., Bd. 16, p. 309; Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 196. — Zusammenballungen durch chemische Einflüsse hat Ch. Darwin (p. 56 u. 319) auch für einige andere Pflanzen nachgewiesen.

2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 437.

eine Stütze in ähnlicher Weise, wie bei Ranken, eine nach der Stütze hin concave Einkrümmung bewirkt, die freilich zumeist nicht bis zur Umschlingung der Stütze führt. Ch. Darwin[1] konnte solche Einkrümmungen auch erzielen, indem er an die in dieser Hinsicht empfindlicheren Wurzeln von Pisum sativum kleine Cartonstücke befestigte. Analoge Erfolge des Contactes scheinen häufiger zu sein, da vielleicht hierzu auch das Anschmiegen von Luftwurzeln, Wurzelhaaren, Pollenschläuchen u. s. w. zählt (vgl. dieses Buch Bd. II, p. 152 u. 231).

Die Eigenschaft der Wurzeln, durch eine Contactwirkung an der Spitze sich von dem berührenden Körper hinweg zu krümmen, wurde erst von Ch. Darwin entdeckt[2]). Nach diesem ist die Empfindlichkeit auf die Spitze der Haupt- und Nebenwurzeln in einer Längenausdehnung von 1—1 $1/_2$ mm beschränkt (Fig. 30). An den Keimwurzeln von Vicia faba, Pisum sativum, Quercus robur, Zea mais kamen mehr oder weniger weitgehende Krümmungen zu Wege, wenn mittelst Gummischleim kleine Cartonstücke an die Spitze der im dampfgesättigten Raum gehaltenen Wurzel geklebt wurden. Uebrigens bleibt die Empfindlichkeit hinter der der stark reizbaren Ranken oder der Drüsenköpfchen von Drosera zurück, und bei Vicia faba brachten Borstenstücke von $1/_{200}$ Gran Gewicht nicht in allen Fällen einen Erfolg zu Stande. Die Keimwurzeln von Aesculus hippocastanum reagirten gegen die an ihre Spitze gehängten Cartonstückchen nicht, krümmten sich aber nach einseitiger Aetzung der Spitze mit Höllenstein. Uebrigens mag wohl auch ein verstärkter Contact auf die Spitze von Aesculus wirksam sein.

Die Krümmung erfolgt an den sensitiven Wurzeln 6—8, sicher 24 Stunden nach Beginn des Reizes. Häufig schreitet die Krümmung so weit, dass die zuvor vertical gestellte Wurzel horizontal gerichtet ist, und zuweilen geht die Aufwärtswendung noch weiter. Nach einiger Zeit pflegt die Krümmung wieder theilweise ausgeglichen zu werden, indem offenbar das Würzelchen, ähnlich wie Ranken, Drüsenhaare von Drosera, an den fortdauernden Contact gewöhnt wird. Wird auf die eine Seite der Wurzelspitze ein Stückchen aus dünnerem, auf die entgegengesetzte Seite aus dickerem Papier geklebt, so krümmt sich die Wurzelspitze von diesem hinweg, das also einen stärkeren Reiz ausübt.

Die Bedeutung dieser Empfindlichkeit für das Eindringen in den Boden wird späterhin angedeutet werden. Auch wird dann mitgetheilt werden, dass die durch Schwerkraft und Wasserdampf erzielten Krümmungen der Wurzel durch die Reactionsfähigkeit der Spitze vermittelt werden (vgl. II, § 72 u. 73).

Chemische Reize.

§ 54. Wir nehmen hier keine Rücksicht auf die durch schädlichen oder tödtlichen Einfluss einzelner Agentien erzielten Bewegungen, sondern halten uns allein an die durch spezifisch chemische Wirkung ausgelösten Reizbewegungen. Solche (Resorptionsbewegungen) kommen einem Theil der fleischverdauenden Phanerogamen zu, und auf diese wirken Eiweissstoffe, aber auch viele andere stickstofffreie und stickstoffhaltige Körper als Reize.

Zumeist sind dieselben Organe gleichzeitig gegen chemische und mechanische Reize empfindlich, doch sind u. a. für Ranken keine auffallenden, durch chemische Agentien angeregten Bewegungen bekannt, und nach Morren[3]) führt das Blatt von Drosera binata auffällige Resorptionsbewegungen aus, während dasselbe gegen Stoss und Contact nicht empfindlich ist, auch ist das Blatt von Dionaea muscipula durch Eiweissstoffe noch in Bewegung zu setzen, wenn es gegen Stoss nur noch wenig reagirt[4]). Wie in andern Fällen, zeigen sich auch

---

1) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 132. — 2) L. c., p. 109—171.

3) Note sur le Drosera binata 1875, p. 11, Separatabz. aus Bullet. d. l'Acad. royale d. Belgique, II sér., Bd. 40.

4) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 270.

hier Organe gegen verschiedene äussere Agentien in spezifisch differenter Weise empfindlich, und die Resorptionsbewegungen müssen, mit Rücksicht auf den äussern Anstoss, von den durch mechanische Wirkungen erzielten Reizbewegungen getrennt gehalten werden, mit denen sie in manchen Fällen viel Aehnlichkeit besitzen, in andern aber auch hinsichtlich des Verlaufs sich auffällig unterscheiden[1].

Während die Schliessungsbewegungen am Blatte von Drosera (rotundifolia, anglica, intermedia) und Pinguicula (vulgaris u. a.) ungefähr gleich schnell in Folge chemischer und mechanischer Reize ausgeführt werden, veranlassen letztere ein plötzliches Zusammenschlagen der Blattlappen von Dionaea muscipula, die, durch Fleisch gereizt, oft 24 Stunden zum Schliessen brauchen[2]. Allgemein pflegen die durch Fleischstückchen gereizten Blätter länger geschlossen zu bleiben, als die durch Stoss oder mechanische Wirkung in Bewegung gesetzten. Die Differenz ist für Drosera (vgl. p. 248) und auch Dionaea erheblich, dagegen geringer für Pinguicula vulgaris, deren Blätter nach Reizung durch Fleischstückchen meist nach 24 Stunden, nach Reizung durch Glasstückchen nach etwa 16 Stunden wieder ausgebreitet sind[3]. Bei Dionaea macht sich ein Unterschied auch darin bemerklich, dass die durch mechanischen Reiz geschlossenen Blattlappen einen concaven Raum umschliessen, bei chemischem Reiz aber mit ansehnlicher Gewalt ihre inneren Blattflächen gegeneinander pressen[4].

Soweit sich aus den früher mitgetheilten Beobachtungen ersehen lässt, scheinen in den durch mechanische und chemische Reize veranlassten Bewegungen Dehnung und Wachsthum in analoger Weise betheiligt zu sein, und es kann ja hinsichtlich der durch verschiedene Reize ausgelösten Bewegungen eine noch weitergehende Uebereinstimmung des ausführenden Zellmechanismus selbst dann bestehen, wenn der zeitliche Verlauf erheblichere Unterschiede aufweist.

Mit dem die Bewegung vermittelnden Zellenmechanismus stehen, wie schon gelegentlich angedeutet wurde (p. 248), Secretion seitens der Blätter und gewisse Ausscheidungen im Innern der Zellen augenscheinlich nicht in einem directen und nothwendigen Zusammenhang. Es ist dieses auch daraus zu folgern, dass durch chemische Reize wohl immer Aggregation (im Zellsaft) und Secretion verursacht oder vermehrt wird (vgl. I, § 47), jedoch auf diese Vorgänge

---

1) Darwin (l. c.) erkannte zuerst die Resorptionsbewegungen als durch spezifisch chemische Reize erzielte Vorgänge. Das längere Geschlossenbleiben über Insekten war freilich schon früher beobachtet, indess nicht erklärt oder auf die Fortwirkung des mechanischen Reizes geschoben worden. Letztere Erklärung gab u. a. auch Oudemans (Bot. Ztg. 1860, p. 163) für Dionaea.

2) Darwin, l. c., p. 269. — Der Bewegungsgang während einer Resorptionsbewegung ist näher verfolgt von Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 204. — Während der Resorptionsbewegung besteht im Blatte von Dionaea nur geringe oder keine Empfindlichkeit gegen mechanische Reizung. Darwin, l. c., 1867, p. 281; Munk, Die elektr. u. Bewegungs-Erscheinungen am Blatte der Dionaea 1876, p. 99.

3) Darwin, l. c., p. 340. — Weitere Lit. über Pinguicula: Morren, Observat. sur l. procédés insecticides des Pinguicula, 1875, Separatabz. aus Belgique horticole; Batalin, Flora 1877, p. 152; Klein, Beiträge zur Biologie von Cohn 1880, Bd. III, Heft 2, p. 163.

4) Darwin, l. c., p. 278; Batalin, Flora 1877, p. 134.

nicht in allen Fällen mechanische Reize Einfluss haben, und Secretion auch ohne Bewegungsvorgänge durch chemische Agentien beeinflusst wird. Das ist u. a. der Fall in der sich nicht bewegenden Kanne von Nepenthes, aber auch im Blatte von Pinguicula ruft Ammoniumcarbonat Secretion seitens der Drüsenhaare, aber keine Bewegung hervor, während diese durch mechanische Reize ohne Secretion eintritt[1]. Letzteres ist auch bei Dionaea der Fall, deren secernirende Drüsenhaare zudem gegen Stösse kaum reagiren[2]. Es entspringt also offenbar gleichzeitigen, durch den mechanischen Eingriff ausgelösten Vorgängen, dass bei Drosera mit der Bewegung der Drüsenhaare auch die Secretion der Drüsen vermehrt wird und Ausscheidung im Zellsaft stattfindet.

Als Reizmittel wirken auf die insectenfressenden Pflanzen alle Eiweissstoffe und Ammoniaksalze, übrigens viele andere, jedoch nicht sämmtliche stickstoffhaltigen Körper, da z. B. manche Alkaloide sich in Darwin's Versuchen mit Drosera rotundifolia indifferent erwiesen. Von manchen Stoffen bedarf es zur Reizung ungemein geringer Mengen, und von dem wirksamsten aller untersuchten Körper, dem Ammoniumphosphat, genügte es, ein 0,000423 mgr enthaltendes Tröpfchen einer Lösung dieses Salzes an ein Drüsenköpfchen von Drosera zu bringen, um eine Bewegung zu bewirken. Solche wurde bei gleichem Vorgehen bewirkt durch 0,0025 mgr Ammoniumnitrat und 0,0675 mgr Ammoniumcarbonat[3]. Letzteres Salz ruft indess Ausscheidung im Zellsaft leichter als jedes andere Ammoniaksalz hervor, und so werden auch durch dieses ungleiche Verhalten Bewegung und Ausscheidung im Tentakel von Drosera als besondere Vorgänge charakterisirt. Weiteres über die Bedeutung verschiedener Stoffe als Reizmittel, über die Differenzen, die sich bei Anwendung auf verschiedene Pflanzen ergeben u. s. w., muss in Darwin's Werk nachgesehen werden. Bemerkt sei hier noch, dass auch Phosphate im Allgemeinen wirksame Reizmittel sind, auf Drosera auch Campher und einige ätherische Oele als Reiz wirken, übrigens in vielen Fällen der Erfolg in Darwin's Experimenten wohl von einer schädlichen oder tödtlichen Wirkung begleitet, resp. verursacht war.

Fortleitung der Reize.

§ 55. Vermöge der Wechselwirkung der aufbauenden Theile des Pflanzenkörpers werden, wie in andern Vorgängen, so auch in den Reizbewegungen direct von dem äusseren Agens nicht betroffene Partien in Mitleidenschaft gezogen. In auffallender Weise ist dieses der Fall bei Drosera, deren Drüsenköpfchen allein sensitiv ist, und bei Wurzeln, deren nicht activ sich bewegende Spitze gegen Contact, Schwerkraft und Wasserdampf sensitiv ist und, entsprechend afficirt, Bewegungen in der rückwärts liegenden, wachsenden Zone veranlasst. Ein Einschneiden in den Stengel ruft ferner bei Mimosa eine Reizung in den mehr oder weniger entfernten Gelenken hervor, doch weicht dieser Vorgang von den zuerst genannten Fällen hinsichtlich der mechanischen Uebermittlung des Reizes und darin ab, dass die Gelenke selbst gleichfalls direct reizbar sind und ihre Reizung durch bewegungslose Blattstiele und Stengeltheile auf andere Gelenke übertragen wird.

Eine gewisse Fortpflanzung des Reizes innerhalb der sich bewegenden Organe fehlt übrigens wohl in keinem Falle. Denn einer solchen bedarf es ja,

---

1) Darwin, l. c., p. 340.

2) Darwin, l. c., p. 263 u. 267. Die Ausscheidungen im Zellsaft erfolgen hier nur nach chemischen Reizen.

3) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 245.

damit bei Berührung an nur einem Punkte z. B. das ganze Gelenk von Mimosa, der ganze Staubfaden von Centaurea, beide Blattflügel von Dionaea in Action gesetzt werden, und bei Ranken erstreckt sich die Einkrümmung auch auf Zonen, die direct nicht mit einer Stütze in Contact kommen. In der schraubigen Aufrollung des zwischen Stütze und Stengel frei ausgespannten Theils der Ranke haben wir ferner ein Beispiel von Fortpflanzung des Reizes auf nicht berührte Partien kennen gelernt. Es mag noch daran erinnert werden, dass bei Drosera von einem gereizten Drüsenköpfchen aus sämmtliche Drüsenhaare eines Blattes in Bewegung gesetzt werden können.

Obige Beispiele genügen, um verschiedene Formen der Reizübermittlung und Reizfortpflanzung zu demonstriren. Im Allgemeinen beschränkt sich also die Bewegung auf die gereizten Organe oder wird von diesen aus durch selbst nicht bewegungsfähige Zonen fortgepflanzt, ferner kann der bewegungsfähige Theil selbst gegen ein äusseres Agens receptiv sein, oder reagirt auf gewisse äussere Eingriffe nur, indem ihm von den sensitiven Partien aus ein Impuls übermittelt wird. Wie hierbei hinsichtlich der Ausscheidungen im Zellsaft der Drüsenhaare von Drosera ein Reflexvorgang sich abspielt, wurde schon mitgetheilt (II, § 54).

In welcher Weise die Impulse fortgepflanzt werden, durch welche z. B. von der sensitiven Wurzelspitze aus eine bestimmt orientirte Krümmung veranlasst wird, ist noch völlig unbekannt. Voraussichtlich werden in derartigen Fällen alle betheiligten Zellen durch jene Impulse in Action gesetzt, und auch in andern Fällen, wie z. B. in Ranken, mögen Uebermittlungen besonderer Art die Fortpflanzung des Reizes über die Contactstelle hinaus besorgen helfen. Denn zur Erklärung dieses und mancher anderer Phänomene reicht schwerlich die von den direct berührten und hierdurch in Bewegung gesetzten Zonen ausgehende mechanische Zerrung aus, welche freilich in anderen Fällen, wie im Gelenk von Mimosa, in den Staubfäden der Cynareen, genügend erscheint, um den Reiz in dem ganzen Organ zu verbreiten. Die weitere Fortpflanzung des Reizes kommt bei Mimosa pudica nachweislich durch eine im Gefässbündel erregte Wasserbewegung zu Stande, eine solche kann aber gewiss nicht z. B. den von der durch Contact oder Schwerkraft afficirten Wurzelspitze ausgehenden Reiz übermitteln. Offenbar müssen in diesen und andern Fällen ganz besondere Impulse von Zelle zu Zelle fortgepflanzt werden. Eine schöne Demonstration für die Fortpflanzung eines Reizes, freilich nicht eines Bewegungsreizes, bieten die Drüsenhaare von Drosera, in denen offenbar durch Uebertritt eines materiellen Stoffes die Ausfällung von Zelle zu Zelle fortschreitet (II, § 54).

Mimosa pudica. Wird in recht reizbaren Individuen dieser Pflanze z. B. ein Endblättchen durch Berührung oder Verletzung gereizt, so schreitet das Zusammenschlagen der Blättchen basipetal, dann in den andern Fiederstrahlen basifugal fort, früher oder später wird auch in den secundären und primären Gelenken Bewegung ausgelöst, die sich günstigen Falles auf alle Blätter einer Pflanze verbreiten kann (vgl. Fig. 29, p. 236). Wie Dutrochet[1]) nachwies, wird dieser Reiz in den Gefässbündeln fortgeleitet, und auch die Annahme dieses Forschers, eine Wasserbewegung diene zur Uebermittlung, hat sich als richtig erwiesen. Denn wenn auch Dutrochet's Untersuchungen die Möglichkeit nicht aus-

---

1) Recherch. anatomiqu. et physiologiqu. 1824, p. 69, u. Mémoir. pour servir à l'histoire des végétaux, Brüssel, 1837, p. 272.

schlossen, dass im Blattstiel und Stengel Verbindungsstränge reizbarer Zellen bestehen, so ergab sich doch deren Fehlen aus meinen[1]) hierauf gerichteten Untersuchungen. Es pflanzte sich nämlich ein Reiz auch über eine aetherisirte Zone des Blattstiels fort, obgleich durch Aether die Reizbarkeit sistirt wird. In dem so unempfindlich gemachten Gelenke bewirkt zwar keine Berührung oder Verletzung des Parenchyms, wohl aber ein Einstechen bis in das Gefässbündel, dass in anderen reizbar gebliebenen Blättchen und Blättern eine Bewegung ausgelöst wird, so wie dieses auch geschieht, wenn im Blattstiel, im Stengel oder in den Blättchen eine Verletzung des Gefässbündels herbeigeführt wird. Es schiesst dann an turgescenten Pflanzen, und diese allein sind auf letztere Weise reizbar[2]), ein Wassertröpfchen hervor, und bald darauf erfolgt die Bewegung in den Gelenken näher und ferner gelegener Blätter und Blättchen. Ein Einschneiden oder Einstechen in das Parenchymgewebe des Stengels oder der Blättchen erzeugt keine Reizung, aber es schiesst hierbei auch kein Wassertröpfchen hervor.

Weiter hat auch Dutrochet durch entsprechende Unterbrechungen der Gewebe gezeigt, dass nur dann ein Reiz über die operirte Stelle geführt wird, wenn die Continuität des Gefässbündels nicht unterbrochen ist. Es ist dieses eine Folge davon, dass nur die Elemente des Gefässbündels schnell und weit eine Wasserbewegung fortpflanzen, die auf das reizbare Parenchym der Gelenke als mechanischer Reiz wirken muss. Das wird aber nur durch plötzliche Veränderungen der Wasserbewegung erreicht, denn die während der Transpiration ansehnliche Wasserbewegung in dem Gefässbündel reizt die Blätter nicht. Als Reiz wirkende Schwankungen treten aber ein, wenn in Folge des Einschneidens ein Wassertröpfchen hervorquillt, oder das gereizte Gelenk etwas Wasser in das Gefässbündel presst (vgl. II, § 52), und auf offenbar gleiche Ursachen führt sich die Reizung zurück, welche an empfindlichen Objecten öfters dann eintritt, wenn durch Entfernung der überdeckenden Glocke die Transpiration plötzlich gesteigert wurde.

Die Gründe, warum der Reiz nicht überall gleich schnell und in bestimmten Richtungen bevorzugt fortgepflanzt wird, sind in meiner citirten Arbeit zu finden. Die Schnelligkeit der Fortpflanzung ist selbst an sehr reizbaren Objecten recht verschieden. Hier sei nur erwähnt, dass Dutrochet[3]) und Bert[4]) eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 2—15mm pro Secunde fanden.

Eine derartige Reizfortpflanzung geht den Staubfäden von Berberis und Cynareen ab, denn die Bewegung bleibt hier auf den unmittelbar gereizten Staubfaden beschränkt, und ein Zerschneiden der Corollenröhre dicht an der Insertion der Staubgefässe wirkt auf diese nicht als Reiz. Aehnlich verhält es sich auch mit den Narben von Mimulus und den Gelenken von Oxalis acetosella[5]). Dagegen werden nach Darwin[6]) Bewegungen in den Gelenken der Cotyledonen von Oxalis sensitiva und einiger Cassia-Arten durch Reiben der Lamina ausgelöst. Ob dieses durch erzielte Wasserbewegung geschieht, bleibt zu untersuchen.

Im Blatte von Drosera pflanzt sich der Reiz, wie Darwin[7]) feststellte, nicht gleich leicht in jeder Richtung fort. Insbesondere leitet die Lamina schneller in longitudinaler als transversaler Richtung, und nach Reizung randständiger Tentakeln rückt der Reiz nach Innen vor, ergreift indess die seitlich benachbarten randständigen Drüsenhaare öfters gar nicht. Die Beugung letzterer erfolgt dann erst, nachdem durch die Einkrümmung des randständigen Drüsenhaares das zur Reizung verwandte Fleischstückchen in Contact mit den Drüsen der Blattmitte gebracht ist, von denen nunmehr ein centrifugal fortschreitender Impuls ausgeht. Die Gründe für solches Verhalten sind noch nicht völlig aufgedeckt. Ohne eine

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 308.

2) Vgl. Meyen, Physiologie 1839, Bd. 3, p. 518. 3) L. c., p. 80.

4) Mémoir. d. l'Acad. d. Bordeaux 1870, Bd. 8, p. 47.

5) Pfeffer, l. c., p. 317. — Entsprechende Beobachtungen an Oxalis machte schon Cohn, Verhandl. d. schles. Ges. f. vaterl. Cultur 1859, p. 56. — Nach Heckel (Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 702) soll sich bei einigen Pflanzen der Reiz von einem zum andern Narbenlappen fortpflanzen.

6) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 105.

7) Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 213 u. 224.

nähere Discussion dieses Gegenstandes sei hier nur erwähnt, dass nach den Experimenten Darwin's jedenfalls das Blattparenchym einen Reiz zu übermitteln vermag, jedoch vielleicht, wie Batalin[1]) folgert, die Gefässbündel oder die diese begleitenden Zellenzüge eine bessere Leitungsbahn sind. Dabei dürfte die Leitung im Parenchym parallel der Längsstreckung der Zellen gefördert sein, da in dieser Richtung trennende Scheidewände seltener entgegentreten. Vielleicht kommen ähnliche Verhältnisse im Blatte von Dionaea in Betracht. Ueber dieses und über Aldrovanda sind die Beobachtungen von Darwin (l. c., p. 284) und Batalin (l. c., p. 146) nachzusehen.

Ueber Abhängigkeit der Reizbarkeit von äusseren Verhältnissen vgl. II, § 59.

Abschnitt IV. Nyctitropische Bewegungen.

Mechanik der täglichen Bewegungen.

§ 56. Die Laub- und Blüthenblätter vieler Pflanzen erfahren täglich Stellungsänderungen, die, weil sie eben von dem täglichen Wechsel äusserer Bedingungen abhängen, tägliche periodische Bewegungen, Schlafbewegungen oder mit Ch. Darwin nyctitropische Bewegungen genannt werden. Die meisten auffälligen Bewegungen dieser Art werden wesentlich durch den Lichtwechsel bedingt und bilden sich demgemäss auch aus, wenn Temperatur und Wassergehalt der Pflanze constant gehalten werden. Zunächst sollen denn auch hier die durch Lichtwechsel erzielten Bewegungen ins Auge gefasst und die durch Variation der Temperatur und des Wassergehalts erzielten Bewegungen erst weiterhin besprochen werden.

Diese täglichen Bewegungen zielen meist dahin, Laubblätter während der Nacht in eine der Verticalen genäherte Stellung zu bringen oder Blätter, resp. Blättchen aneinander zu pressen (Fig. 31)[2]). Ebenso führen die Bewegungen der Blüthen am Abend meist eine Schliessung durch gegenseitige Annäherung der Perigonzipfel oder in dem Köpfchen der Compositen der einzelnen Blüthen herbei. In allen Blüthen, ebenso bei allen Blättern, denen Gelenke fehlen, kommen die Bewegungen durch entsprechendes Wachsthum zu Stande, welches in dem Blattstiel, in der Lamina oder in beiden gleichzeitig ausgeführt wird. In den Gelenken dagegen spielen sich Variationsbewegungen ab, und keinem mit Gelenk versehenen Blatt scheinen tägliche Bewegungen abzugehen. Diese beginnen der Regel nach schon in dem eben entfalteten Blatte, dessen erste Bewegungen von einem gewissen Wachsthum in dem sich einkrümmenden Gelenke begleitet sein können, und dauern der Regel nach fort, so lange das Blatt am Leben ist[3]). Die Wachsthumsbewegungen dagegen, an deren Ausführung der Regel nach eine relativ längere Zone betheiligt ist, erlöschen naturgemäss mit dem Wachsen der Blattorgane und werden deshalb nur begrenztere Zeit, zuweilen nur einige Tage, zuweilen auch einige Wochen, fortgesetzt. Während des Wachsthums fehlen vielleicht keinem Blatte die täglichen Bewegungen ganz

---

1) Flora 1877, p. 66. — Vgl. auch Ziegler, Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 1417.

2) Die Blätter von Mimosa pudica nehmen Abends eine habituell der Reizstellung gleichende, also durch Fig. 29, p. 236, repräsentirte Schlafstellung ein.

3) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 5.

und gar, sind indess bei manchen Pflanzen zu gering, um ohne besondere Messungen wahrgenommen werden zu können.

In den Gelenken nimmt am Abend, und ebenso nach einer Verdunklung zur beliebigen Tageszeit, die Expansionskraft in dem ganzen das centrale Gefässbündel umgebenden parenchymatischen Gewebe zu[1]; indem aber diese Zunahme in einer Gelenkhälfte schneller verläuft, erfolgt eine entsprechende



Fig. 31. Desmodium gyrans. *A* Stamm während des Tages; *B* mit schlafenden Blättern. Nach Photographien verkleinert (nach Darwin).

Krümmung im Gelenke, die weiterhin durch den Expansionszuwachs in der comprimirten Gelenkhälfte wieder ausgeglichen wird, so dass immer nach gewisser Zeit eine rückgängige Bewegung eintritt. Ebenso wird bei Erhellung eines verdunkelten Blattes ein Hin- und Hergang, jedoch natürlich in gerade umgekehrter Richtung erzielt. Nach einem solchen Hin- und Hergang verharrt freilich das Blatt bei Constanz der Beleuchtung nicht in stabiler Gleichgewichtslage, sondern führt nun Oscillationen aus, die aus autonomen und den weiterhin zu besprechenden Nachwirkungsbewegungen entspringen. In autonomen und Nachwirkungs-Bewegungen ändert sich in den antagonistischen Gelenkhälften die Expansionskraft in gerade entgegengesetztem Sinne, so dass diese in der comprimirt werdenden Gelenkhälfte abnimmt, während sie in der sich verlängernden Gelenkhälfte zunimmt.

Der eben gekennzeichnete Mechanismus ist mit aller Sicherheit aus der Biegungsfestigkeit der Gelenke und den Erfahrungen an einseitig operirten Gelenken zu erschliessen[2]. Es wird nämlich, gleichviel welche der beiden antagonistischen Gelenkhälften entfernt ist, durch eine Verdunklung, und ebenso am Abend eine Verlängerung des bezüglichen activen Gewebes angestrebt, wie die

---

1) Vgl. Fig. 19, p. 181.

2) Pfeffer, l. c., p. 8. — Historisches über die einseitigen Operationen ebenda, p. 6.

entsprechende Hebung oder Senkung des Blattes anzeigt, und umgekehrt, wie Verdunklung wirkt eine Erhellung gleichsinnig auf jede isolirte Hälfte des Gelenkes. Die Einkrümmung dieses wird also durch relativ schnelleren Zuwachs (resp. Abnahme) der Expansionskraft erzielt und bei gleich schneller Zunahme dieser kommt natürlich eine Bewegung nicht zu Stande. Deshalb unterbleibt auch eine seitliche Bewegung eines im Wesentlichen sich senkenden und hebenden Blattes, denn nach Hinwegnahme einer der Gelenkflanken ergibt sich thatsächlich ein Expansionszuwachs als Folge einer Verdunklung auch in diesem Gewebe, wie ich u. a. an Phaseolus vulgaris, Hedysarum gyrans, Oxalis acetosella fand. Aus der Stellungsänderung kann also durchaus nicht auf den Wechsel der Spannungsintensität in den Gelenken geschlossen werden, wie es irrigerweise von Millardet[1]) geschah.

Im Dunkeln gehalten, ergeben die für die Expansionsänderung construirten Curven als Folge der Nachwirkung einen gerade entgegengesetzten Gang für die beiden antagonistischen Gelenkhälften. Denn am einseitig operirten Gelenke von Phaseolus verliert des Abends die untere, im intacten Gelenke comprimirt werdende Gelenkhälfte an Expansionskraft, während diese zu gleicher Zeit in einer von dem Gegenpart befreiten oberen Gelenkhälfte zunimmt, so dass in beiden Fällen an dem operirten Blatte eine abendliche Senkung zu Stande kommt[2]). Diese Nachwirkungsbestrebungen werden eben von der paratonischen Wirkung des Lichtes überwogen, und deshalb hebt sich in Folge zunehmender Expansionsintensität bei plötzlicher Verdunklung ein Blatt der Bohne, an dessen Blattgelenk die obere Hälfte weggeschnitten ist. Aus der im Dunkeln constant bleibenden Biegungsfestigkeit ergibt sich ferner, wie schon gelegentlich der autonomen Bewegungen mitgetheilt ist (II, § 45), dass die unter constanten äusseren Bedingungen fortdauernden Bewegungen auf gerade entgegengesetzten Spannungsänderungen in den antagonistischen Gelenkhälften beruhen. Denn die Kraft, mit der diese Bewegungen angestrebt werden, ist nachweislich gross genug, um, falls solche entgegengesetzte Variationen der Expansionsintensität nicht beständen, in der Zunahme der nach Brücke's Methode gemessenen Biegungsfestigkeit[3]) bemerklich zu werden. Diese blieb an verschiedenen Pflanzen Tage lang im Dunkeln, trotz ansehnlicher Bewegungen, constant, während dieselbe an den aus hellem diffusen Licht ins Dunkle gebrachten Pflanzen erheblich zunahm. In einem Versuch mit dem Endblatt von Trifolium pratense entsprach z. B. die bei aufrechter und umgekehrter Stellung der Pflanze beobachtete, durch das statische Moment des Blattes erzielte Ausbiegung am Licht 22 bis 25 Grad, stieg aber nach mehrstündigem Aufenthalt im Dunkeln auf 10 bis 11 Grad und hielt sich in den folgenden 3 Tagen auf dieser Höhe. Auch für die Blattgelenke von Hedysarum gyrans, Mimosa pudica, Phaseolus vulgaris u. a. war die am Tage gemessene Winkeldifferenz $1\frac{1}{2}$—$2\frac{1}{2}$ mal so gross als im Dunkeln[4]).

An Stelle der wieder rückgängig werdenden Dimensionsänderungen tritt Wachsthum in den durch wachsende Organe ausgeführten täglichen und Nachwirkungsbewegungen. Während durch relativ beschleunigtes Wachsthum des

1) Vgl. Pfeffer, l. c., p. 169. 2) Pfeffer, l. c., p. 83.
3) Vgl. II, p. 184. 4) Pfeffer, l. c., p. 88.

einen Gewebecomplexes Bewegung erzeugt wird, verlängert sich die Aussenflanke des antagonistischen Gewebes entweder nicht oder nur wenig, oder es tritt sogar eine Verkürzung ein. Das beschleunigte Wachsthum dieser Hälfte beginnt alsdann mit der bald sich einstellenden rückgängigen Bewegung, während welcher die zuvor beschleunigt gewachsene Hälfte (auf der Aussenfläche gemessen) ihre Länge nicht oder nicht wesentlich verändert. Mit einer abendlichen Bewegung wird aber das mittlere Wachsthum in der Beugungszone der Laubblätter und Blüthen beschleunigt, denn diese hat nach Rückkehr in die Ausgangslage erheblicher an Länge zugenommen, als es ohne Bewegung der Fall gewesen sein würde, gleichviel ob die Blätter in constanter Beleuchtung oder im Dunkeln, in welchem die Wachsthumsschnelligkeit ansehnlicher ist, gehalten worden wären.

Diese mittlere Wachsthumsbeschleunigung, die auch im Dunkeln erfolgende rückgängige Bewegung und ebenso die Analogie mit Gelenken lassen schon keinen Zweifel, dass die antagonistischen Gewebe auch hier durch einen Helligkeitswechsel gleichsinnig, nur ungleich schnell afficirt werden. Leicht begreift man auch, warum während der Beugung die eine Hälfte nicht wächst. Denn eine Compression dieser wird ja mit der Einkrümmung so gut wie in den Gelenken angestrebt, und eine Verkürzung erfolgt eben dann, wenn die vom Gefässbündel und anderen passiven Geweben ausgehenden Widerstände ausreichend sind, während, sofern diese dem Wachsthum genügend folgen, sogar eine Verlängerung der concav werdenden Hälfte eintreten kann, wie ich das u. a. bei der abendlichen Hebung jüngerer Blätter von Nicotiana rustica immer beobachtete, während z. B. die jugendlichen, aber noch wachsenden Gelenke von Portulaca oleracea eine erhebliche Verkürzung der in der Bewegung jeweilig comprimirt werdenden Hälfte ergaben[1]. Weil aber mit dem Wachsthum die in Gelenken vermehrte Spannung ausgeglichen wird, ändert sich mit einer Wachsthumsbewegung die Biegungsfestigkeit nicht merklich, und einseitige Operationen vermögen an wachsenden Objecten aus verschiedenen Gründen über die Expansionsänderungen nicht so leicht wie an Gelenken Aufschluss zu geben[2].

Der Schlafbewegung der Blätter einzelner Pflanzen wird zwar schon durch Plinius, Albertus Magnus u. s. w. Erwähnung gethan, aber erst durch Linné wurde die grössere Verbreitung nyctitropischer Bewegungen an Blättern und Blüthen bekannt[3]. Dassen[4] machte wohl zuerst auf den Unterschied der Bewegungen mit und ohne Gelenke aufmerksam, ohne indess irgendwie die Differenz in der mechanischen Vermittlung zu erkennen. Dass bei Mangel an Gelenken Wachsthumsdifferenzen die Krümmungen erzielen, wurde dann von mir[5] für Blüthen, weiterhin auch für Laubblätter von Batalin[6] festgestellt, der indess irrigerweise Wachsthum auch in den Gelenkbewegungen mitwirken liess. Der wahre Sachverhalt wurde dann von mir[7] dargelegt.

Der Ansicht Dutrochet's, die Gelenkbewegungen kämen durch gleichzeitige entgegengesetzte Aenderungen der Expansionskraft in den antagonistischen Gelenkhälften zu Stande, schlossen sich mehr oder weniger Dassen, Brücke, Sachs an, während die gleichsinnige

1) Pfeffer, l. c., p. 5 u. 29. 2) Pfeffer, l. c., p. 22 u. 91.
3) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 163.
4) Tijdschrift vor Naturligke Geschiedenis en Physiologie 1837—38, IV, p. 127.
5) Physiolog. Untersuchungen 1873, p. 161.
6) Tageblatt d. Naturforscher-Versammlung in Wiesbaden 1873, p. 131; Flora 1873, p. 450. 7) Period. Bewegungen 1875, p. 3.

Aenderung der Expansion von Millardet, jedoch auf Grund unrichtig interpretirter Experimente, und von Bert vertreten wurde[1]). Dass letzteres für alle paratonischen Lichtwirkungen richtig ist, jedoch nicht für die Nachwirkungsbewegungen gilt, ist auf Grund meiner Untersuchungen schon mitgetheilt.

Um an Gelenken, deren eine antagonistische Hälfte entfernt war, den Bewegungsgang und (wie auch an nicht operirten Gelenken) die Kraft, mit der die Bewegung angestrebt wird, zu bestimmen, wandte ich ein im Wesentlichen nach dem Princip der Briefwaage construirtes Instrument an, das mit steigender Ausbiegung einen vermehrten Gegendruck auf die angekuppelten Blätter ausübte. Näheres wolle man in meinen Periodischen Bewegungen, p. 9, nachsehen.

Zuwachse bestimmte ich durch mikrometrische Messungen an Marken, die auf Oberseite oder Unterseite in der Bewegungszone aufgesetzt waren. Indem ich auch hier hinsichtlich der Methode und der Resultate auf meine Arbeit verweise, beschränke ich mich auf einige wenige Mittheilungen. Während Blätter von Impatiens noli tangere im diffusen Tageslicht keine Bewegungen ausführten, wurde z. B. die Distanz zweier Marken auf der Oberseite um 8 Uhr Morgens 160,5 Theilstriche des Mikrometers (1 Strich = 0,00813 mm) gefunden, und hatte sich bis 10 Uhr Morgens auf 161 Theilstriche vergrössert (l. c., p. 16). Nun wurde verdunkelt, und auf der Oberseite des gesenkten Blattes waren schon um $10^3/_4$ Uhr die Marken 166 Striche von einander entfernt. Die Pflanze kam dann wieder ans Licht, und nachdem die Erhebung des Blattes vollendet war, betrug die Distanz der Marken 165,5 Striche. Während dieser Hebung nimmt aber, wie in anderen Versuchen sich ergab, die Unterseite der Bewegungszone erheblich an Länge zu. Aus den obigen Zahlen ersieht man zugleich, wie ansehnlich durch eine Verdunklung das mittlere Wachsthum beschleunigt wird. Denn ohne Bewegung waren die Marken in 2 Stunden nur um 0,5 Strich auseinander gerückt, dagegen hatten sich dieselben um 4,5 Strich von einander entfernt, nachdem während 2 Stunden das verdunkelte und wieder erhellte Blatt auf die Ausgangslage zurückgekehrt war. Auch dann ist diese Beschleunigung noch sehr ansehnlich, wenn das mit einer Bewegung verknüpfte Wachsthum mit dem Zuwachs bewegungsloser, im Dunkeln gehaltener Blätter oder Blüthen verglichen wird.

Ferner sind im Folgenden die aus den Messungen an 3 Blüthen von Leontodon hastilis (l. c., p. 27) berechneten stündlichen procentischen Zuwachswerthe mitgetheilt. In diesen Versuchen befanden sich Marken zugleich auf Aussen- und Innenseite der Corollenröhre. Durch Krümmung in dieser werden die Nachts geschlossenen Blüthenköpfchen am Tage geöffnet, und die in der Nacht mehr oder weniger vertical gestellte Lamina nähert sich hierbei einer horizontalen Lage. Aus der Tabelle ersieht man, wie am ersten Tage zwischen $11^1/_2$ Uhr Vormittags und $10^1/_2$ Uhr Nachts, also während die Blüthenköpfchen sich schlossen, die Aussenseite der Corollenröhre gefördert wuchs. Während der schon im Dunkeln theilweise ausgeführten Oeffnungsbewegungen ist aber dann bis 6 Uhr Morgens das Wachsthum der Innenseite gefördert, ebenso während durch Erhellung zwischen 6 und $8^3/_4$ Uhr Morgens die Oeffnungsbewegung beschleunigt wird. Dann wächst wieder, entsprechend partieller Schliessung der Köpfchen, die Aussenseite der Corollenröhre bis 4 Uhr Nachmittags am ansehnlichsten. (In den Zeitangaben ist die zur Ausführung der Messung nöthige halbe Stunde abgerundet.)

Stündlicher Zuwachs in Procenten.

		Beleuchtet	Dunkel	Beleuchtet	
		$11^1/_2$ Uhr Morgs. bis $10^1/_2$ U. Abds.	$10^1/_2$ Uhr Abds. bis 6 Uhr Morgs.	6 Uhr Morgs. bis $8^3/_4$ Uhr Morgs.	$8^3/_4$ Uhr Morgs. bis 4 Uhr Nachm.
Versuch 1	Innenseite	1,47	0,17	0,46	2,37
	Aussenseite	0,43	1,47	3,60	0,97
Versuch 2	Innenseite	0,47	0	0,15	2,17
	Aussenseite	0,13	1,33	4,32	0,77
Versuch 3	Innenseite	?	0	0	1,54
	Aussenseite	0	1,65	3,84	0,13

1) Vgl. die Lit. in Pfeffer, l. c., p. 7.

Der Nutzen der nyctitropischen Bewegungen besteht nach Ch. Darwin[1] darin, die Beschädigung durch Kälte zu erschweren. Denn indem die Blätter sich verticaler Stellung nähern oder sich gegenseitig decken, werden dieselben durch Strahlung in hellen Nächten in geringerem Grade unter die Temperatur der Luft abgekühlt (vgl. II, § 88). Darwin fand denn auch, dass Blätter, die gewaltsam in Tagstellung festgehalten waren, in kühlen Nächten weit mehr beschädigt wurden, als solche, die ihre Nachtstellung annehmen konnten. Die geringere Abkühlung der letzteren zeigte auch der Mangel oder der geringe Absatz von Thautropfen an, die sich auf den in Tagstellung gehaltenen Blättern reichlich eingefunden hatten. Insbesondere scheint es auf einen Schutz der anscheinend empfindlicheren oberen Blattfläche abgesehen zu sein, da gerade die Blattoberseiten sich häufig aneinanderlegen, selbst wenn dazu Drehungen der Blätter ausgeführt werden müssen.

Durch die Blüthenbewegungen mag wohl besonders auch ein Schutz der Geschlechtsorgane erzielt werden, und dieses wird auch bei den Blüthen erreicht, die durch Temperatursenkung zum Schliessen gebracht werden (II, § 58)[2]. Weil bei nur geringer Bewegung der für die Blätter der Pflanze gewonnene Schutz gering ist, möchte Darwin nur dann von nyctitropischen Bewegungen sprechen, wenn die Blätter in der Nacht mindestens einen Winkel von 60 Grad mit der Horizontalen erreichen (l. c., p. 253 u. 270). Indess können wir die Bewegungen hier nicht nach einem einzelnen Zweck classificiren und rechnen deshalb auch sachgemäss jede nur geringe tägliche Bewegung zu den nyctitropischen Bewegungen.

Verbreitung. Ansehnlichere Tagesbewegungen führen Blätter von Pflanzen aus den verschiedensten Familien aus, wie aus der von Darwin (p. 255 u. 273) zusammengestellten Liste zu ersehen ist; geringe tägliche Bewegungen gehen vielleicht keinem wachsenden Blatte ab. Gelenkbewegungen finden sich namentlich allgemein bei Leguminosen und Oxalideen, ferner u. a. bei Marsilia, Porliera, Portulaca. Uebrigens besitzt z. B. Phyllanthus Niruri Bewegungsgelenke, die nicht allen Arten dieses Genus zukommen[3], und weitere derartige Abweichungen innerhalb desselben Genus hat Darwin[4] angeführt. Dieser Forscher[5] hat auch verschiedene Beispiele dafür mitgetheilt, dass nicht immer alle Laubblätter einer Pflanze auffällige Schlafbewegungen ausführen, die z. B. den Cotyledonen mancher Pflanzen, nicht aber den Laubblättern zukommen, oder umgekehrt auf letztere beschränkt sind.

Blüthen, deren tägliche periodische Bewegungen vom Beleuchtungswechsel abhängig sind, finden sich zahlreich unter den Compositen, ferner unter Oxalideen, Mesembryanthemeen, Nymphaeaceen[6]. Von den vorherrschend von Temperaturschwankungen abhängigen Blüthenbewegungen wird weiterhin (§ 58) die Rede sein, ephemere Blüthen aber finden in diesem, periodische Bewegungen behandelnden Abschnitt keine Berücksichtigung. Nach Morren führen auch die Staubgefässe von Sparmannia africana Schlafbewegungen aus, und voraussichtlich werden fernere Forschungen an jenen und auch an Stengelorganen wenigstens geringere tägliche Bewegungen kennen lehren[7].

Habituelles. Indem ich auf die zahlreichen Details in Darwin's Werk verweise, beschränke ich mich hier auf wenige beiläufige Bemerkungen. Die Bewegungen bestehen zumeist in einfachen Hebungen und Senkungen, wenn es sich nicht um ein Aneinanderlegen von Blättern und Blättchen handelt, in welchem Falle nicht selten, wenigstens bei Variationsbewegungen, Drehungen sich beigesellen. So legen sich z. B. die sich abwärts bewegenden Blättchen von Phyllanthus Niruri nicht mit der Unterseite, sondern mit der Oberseite aneinander, indem in den Gelenken eine Torsion von beinahe 180° ausgeführt wird[8]. Derartige, wenn auch z. Th. viel schwächere Drehung findet vielfach in den Gelenken der Blättchen von Cassia, Mimosa, Acacia, Melilotus u. a. statt[9]. Besitzen Blattstiel und

1) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 240, 250, 340.

2) Ueber Bewegungsvorgänge als Schutzmittel d. Blüthen vgl. Kerner, Die Schutzmittel des Pollens, 1873.

3) Pfeffer, l. c., p. 161. 4) L. c., p. 337. 5) L. c., p. 268 u. 338.

6) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 195 u. 210. Weitere Angaben bei Linné u. bei Royer, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V sér., Bd. 9, p. 355; Fritsch, Bot. Ztg. 1852, p. 895.

7) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 162. 8) Pfeffer, l. c., p. 159.

9) Vgl. z. B. Darwin, l. c., p. 335.

Blattlamina besondere Gelenke, so sind die in beiden ausgeführten Bewegungen nicht selten verschieden gerichtet. Ich erinnere u. a. daran, dass der Blattstiel von Desmodium gyrans (Fig. 31, p. 255) und Phaseolus sich hebt, während die Blattlamina sich senkt, und auch bei Mimosa pudica (Fig. 29, p. 236) bewegen sich der primäre Blattstiel und die Blättchen nicht in derselben Ebene. Bei einigen Lupinus-Arten heben sich einige der Blättchen, während die anderen desselben Blattes sich senken, und Darwin führt auch Beispiele an, in denen die Cotyledonen sich anders als die Laubblätter bewegen.

Zumeist ist bei Vorhandensein von Gelenken auf diese die Bewegung beschränkt, doch führt daneben der Stiel der Cotyledonen von Trifolium strictum eine Drehung aus (Darwin, p. 267), und an den Blättern von Bauhinia legen sich ausserdem des Nachts die beiden Hälften der Lamina aneinander (ebenda, p. 318).

Die Blattbewegungen ändern sich auch in mehrfacher Hinsicht mit dem Alter. In wachsenden Blättern verschiebt sich u. a. die Bewegungszone und die Amplitude der Bewegung wird allmählich, übrigens auch bei Gelenkbewegungen, geringer. Ferner senken sich vielfach die Blätter mit dem Alter, und damit wird also die Gleichgewichtslage verschoben, um welche die täglichen Bewegungen vollführt werden. Wird in diesen eine Anpressung des Blattes an den Stengel, den Blattstiel oder an Blätter erzielt, so wird zwar die Bewegung aufgehalten, die zu dieser führenden Bestrebungen spielen sich aber in der Bewegungszone ab, so dass der gegen die Widerlage geübte Druck zunächst zunimmt, später abnimmt, bis endlich sichtbare rückgängige Bewegung im Blatte beginnt. Demgemäss bewegen sich u. a. die Blättchen von Acacia lophantha und Mimosa pudica viel weiter, wenn die gegenüber liegenden Blättchen und die aus der Anpressung gegen den Blattstiel entspringenden Hemmungen beseitigt sind, und dann beginnt, wie an anderen freien Blättern, baldigst nach Erreichung der extremen Nachtstellung die rückgängige Bewegung[1]. Die länger dauernde Aneinanderpressung der Blättchen ist also nur eine durch mechanische Hemmnisse erzwungene Ruhe und findet in dem Gesagten seine einfache Erklärung.

Die Bewegungen selbst nähern sich entweder pendelartigen Schwingungen oder werden zu einer ausgesprochenen Circumnutation. Letzteres trifft seltener zu bei Wachsthumsbewegungen, als bei Variationsbewegungen. Ein stossweises Vorrücken während der nyctitropischen Bewegung hat Darwin (l. c., p. 282) in ausgezeichneter Weise an den Blättchen von Averrhoa bilimbi beobachtet, doch ist Aehnliches bei stärkerer Vergrösserung öfters zu beobachten.

Entstehung der Tagesperiode.

§ 57. Die Abhängigkeit der nyctitropischen Bewegungen von dem täglichen Beleuchtungswechsel ergibt sich daraus, dass jene bei constanter Beleuchtung verschwinden, durch erneuten Beleuchtungswechsel aber wieder inducirt werden können, und zwar wird die volle Amplitude durch gleichsinniges Zusammenwirken von Nachwirkungsbewegungen und neuen paratonischen Wirkungen erreicht.

Bei continuirlicher Beleuchtung[2] verminderte sich allmählich die Amplitude der täglichen Bewegungen, und bei Acacia lophantha, sowie bei Impatiens noli tangere (die Blätter senken sich um 90° und mehr), waren die täglichen Bewegungen am 6. Tage des Versuchs verschwunden. Die Blättchen, resp. Blätter dieser Pflanzen verharrten nun unter constanten Bedingungen in fast völliger Ruhelage, da ihnen auffällige autonome Bewegungen nicht zukom-

---

1) Pfeffer, l. c., p. 48 u. 160.

2) In meinen Versuchen wandte ich zwei Argand'sche Gaslampen an, deren Licht ausserdem durch zwei grosse Hohlspiegel aus Weissblech auf die Pflanzen geworfen wurde. Um eine zu hohe Erwärmung der Pflanze zu vermeiden, hatte das Licht eine Wasserschicht zu passiren. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 32. Hier sind auch die mit künstlicher Beleuchtung von anderen Forschern erzielten Erfolge mitgetheilt.

men, welche, wo sie vorhanden, natürlich fortdauern, so lange die Pflanze in einem bewegungsfähigen Zustand sich befindet[1]). So werden u. a. die ansehnlichen autonomen Bewegungen der Blättchen von Trifolium pratense und Oxalis acetosella, sowie die Schwingungen geringerer Amplitude des Endblattes von Hedysarum gyrans in ähnlichem Zeitmaass wie zuvor (vgl. II, § 42) fortgeführt, und eben dieser Bewegungen halber verwischt sich bei continuirlicher Beleuchtung in diesen Pflanzen schneller die Nachwirkung der Tagesperiode. Diese ist aber an die Existenz hervorstechender autonomer Bewegungen keineswegs gekettet, und trotz des Zurücktretens dieser fallen bei Acacia lophantha, Impatiens u. a. Pflanzen die nyctitropischen Bewegungen so ansehnlich als an irgend welchen Pflanzen aus, während z. B. die mit so überaus ansehnlichen autonomen Bewegungen ausgestatteten Seitenblättchen von Hedysarum gyrans[2]), wenn überhaupt, jedenfalls äusserst geringe tägliche periodische Bewegungen ausführen.

Das Nachlassen und Verschwinden nyctitropischer Bewegungen an den im Dunkeln gehaltenen Pflanzen erlaubt in unserer Frage hinsichtlich der Laubblätter keine maassgebenden Schlussfolgerungen, sofern ihre Bewegungsfähigkeit mit der allmählich sich einstellenden Dunkelstarre erlischt. Dagegen geht die Nothwendigkeit des Beleuchtungswechsels für die Fortdauer nyctitropischer Bewegungen der Blüthen aus den Erfahrungen an Oxalis rosea hervor. An einer ins Dunkle gestellten Pflanze führten die bei Beginn des Versuchs geöffneten und in den nächsten 3—4 Tagen sich öffnenden Blüthen noch tägliche Bewegungen aus, die an den ferner entfalteten, übrigens paratonisch empfindlichen Blüthen fehlten, mit dem Rückbringen der Pflanze ans Tageslicht aber wiederkehrten. Schneller noch, nämlich am zweiten oder gar am ersten Tag, erlöschen im Dunkeln die Tagesbewegungen in den Blüthenköpfchen von Bellis perennis[3]).

Mit obigen experimentellen Erfahrungen stimmen auch überein die in Alten (Norwegen, 70° n. Br.) beiläufig gemachten Beobachtungen, über welche Schübler[4]) berichtet. Die Blättchen von Acacia lophantha und Mimosa pudica blieben nämlich ausgebreitet, während die Sonne über dem Horizont stand, mit dem Wiederbeginn der Nächte kehrten aber die täglichen Bewegungen zurück.

Wie die unter den gewöhnlichen Bedingungen erwachsenen Pflanzen am Tage, sind auch die ihrer täglichen Bewegungen durch continuirliche Beleuchtung beraubten Pflanzen vollkommen paratonisch empfindlich, und eine Verdunklung ruft eine der abendlichen Senkung gleichsinnig gerichtete Receptionsbewegung hervor, die je nach der specifischen Reactionsfähigkeit grösser oder kleiner ausfällt. Während die Blättchen von Acacia lophantha und Trifolium pratense, sowie das Hauptblatt von Hedysarum gyrans nach plötzlicher Verdunklung im Laufe von $^3/_4$ bis 2 Stunden in vollkommene Nachtstellung übergegangen waren, wurde diese nicht ganz erreicht von den Blättern der Impatiens noli tangere, deren Blattspitze immerhin sich um 80 Grad senkte.

---

1) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 34 u. 52, u. dieses Buch p. 189.
2) Vgl. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 308.
3) Pfeffer, l. c., p. 37.
4) Die Pflanzenwelt Norwegens 1873, p. 88; vgl. Pfeffer, l. c., p. 36.

Die Blätter von Sigesbekia orientalis L.[1]) senkten sich aber nur um 10—30 Grad. obgleich die normale abendliche Bewegung gegen 100 Grad betrug.

Aehnliche Unterschiede hinsichtlich der erzielten Bewegungsamplitude bieten auch obige Pflanzen, wenn die unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels erzogenen Pflanzen am Tage verdunkelt werden. Nach solchen Erfahrungen zu urtheilen, antworten die durch Wachsthum sich bewegenden Blattorgane, also auch die Blüthen, auf eine Lichtentziehung mit einer Receptionsbewegung von nur geringerer Amplitude, die so ansehnlich wie bei Impatiens an keinem andern von mir untersuchten Objecte ausfiel. Die Gelenke sind zumeist in ansehnlichem Grade paratonisch empfindlich, doch führen die Blätter von Portulaca sativa in Folge einer Verdunklung nur eine geringe Variationsbewegung aus[2]).

Werden die bisher unter normalen Bedingungen cultivirten Pflanzen ins Dunkle gebracht oder in gleichförmiger Beleuchtung gehalten, so setzen sich. wie schon bemerkt wurde, noch einige Zeit Nachwirkungsbewegungen mit allmählich nachlassender Amplitude fort. Ebenso folgen einer einmaligen Receptionsbewegung, die durch Verdunklung einer in continuirlicher Beleuchtung bewegungslos gemachten Pflanze hervorgerufen wird, analoge Nachwirkungsbewegungen, welche freilich, entsprechend der geringeren Bewegungsamplitude, gewöhnlich nicht so lange als die Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode fortgesetzt werden. Die aus letzterer entspringenden Nachwirkungsbewegungen halten übrigens, je nach den spezifischen Eigenschaften der Pflanze, längere oder kürzere Zeit an. Mitgetheilt ist schon, dass in den Blüthen von Bellis perennis bei Aufenthalt im Dunkeln schon nach 1—2 Tagen, in den Blüthen von Oxalis rosea nach 3—4 Tagen die täglichen Bewegungen erloschen sind, und zur Eliminirung dieser eine 5tägige continuirliche Beleuchtung der Blätter von Acacia lophantha und Impatiens noli tangere ausreicht. Ebenso schnell verschwinden die nyctitropischen Bewegungen der letztgenannten Pflanzen auch im Dunkeln, und über eine Woche im Dunkeln fortdauernde auffällige Nachwirkungsbewegungen sind mir an den untersuchten Objecten nicht entgegengetreten. Ein nicht völlig gehemmter Lichtzutritt ist aber die Ursache dieser Nachwirkungsbewegungen nicht, da dieselben auch bei vollkommenster Verfinsterung und auch dann sich einstellen, wenn zuvor die nyctitropischen Bewegungen durch Verfinsterung am Tage und Beleuchtung während der Nacht umgekehrt wurden, die dann dauernd im Dunkeln gehaltenen Pflanzen nunmehr am Tage der nächtlichen Stellung der Blätter zustreben[3]).

Die Zeitdauer einer Nachwirkungsbewegung stimmt wohl gelegentlich einmal ziemlich genau mit der Schwingungszeit der unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels ausgeführten Bewegung überein, doch fand ich an den im Dunkeln gehaltenen Pflanzen auch die zu einem Hin- und Hergang nöthige Zeit um einige Stunden verlängert oder verkürzt. Ein ähnliches Verhältniss wurde zwischen der Schwingungszeit von Receptionsbewegung und Nachwirkungsbewegung beobachtet, wenn zuvor in continuirlicher Beleuchtung bewegungslos gemachte Pflanzen von Acacia lophantha oder Impatiens noli tan-

---

1) Die in meinen Period. Bewegungen Sigesbekia flexuosa genannte Pflanze erwies sich bei näherer Bestimmung als eine Form von Sigesbekia orientalis L.

2) Pfeffer, l. c., p. 15 u. 39. 3) Pfeffer, l. c., p. 55.

gere verdunkelt wurden [1]). Da nun die Dauer eines Hin- und Hergangs einer Receptionsbewegung nach Maassgabe der Helligkeitsabnahme und anderen Umständen variabel ist, so kommt also der Pflanze keineswegs die Fähigkeit zu, auf eine Verdunklung mit einem gerade 24 Stunden umfassenden Hin- und Hergang zu antworten. Ein solcher nahm in einem Experimente mit Acacia lophantha u. a. 15 Stunden in Anspruch, doch kann an dieser Pflanze, bei Anwendung eines geringeren Lichtabfalls, die Schwingungsweite und die Schwingungszeit erheblich verkürzt werden.

Ruft eine einzelne Verdunklung eine nur geringe Receptionsbewegung hervor, so kann natürlich die ansehnliche Amplitude der nyctitropischen Bewegung nur durch Accumulation zu Stande kommen. Näher habe ich dieses an der Wachsthumsbewegung ausführenden Sigesbekia orientalis verfolgt (l. c. p. 40). Nachdem die täglichen Bewegungen der Blätter dieser Pflanze durch ununterbrochene fünftägige Beleuchtung eliminirt worden waren, wurde dieselbe in der Folgezeit zwischen 8 Uhr Vormittags und 4 Uhr Nachmittags verdunkelt, in der übrigen Zeit beleuchtet. Als dann die Blätter am ersten Tage eine Bewegungsamplitude von 10—30 Grad ausgeführt hatten, steigerte sich dieselbe am 2. Tag auf 15—45 Grad, am 4. Tag auf 40—80 Grad und erreichte am 5. Tag mit 70—100 Grad ungefähr die Schwingungsweite, welche die Blätter dieser Pflanze unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels einhalten.

Durch Zusammengreifen der Nachwirkungsbewegungen und neuer, durch Verdunklung und Erhellung erzielter paratonischer Wirkungen, kommen also die täglichen Bewegungen in analoger Weise zu Stande, wie die Schwingungen eines Pendels, die durch richtiges Eintreffen neuer Stösse allmählich zu grösserer Amplitude getrieben werden. Diese Ausbildung der Tagesperiode ist nicht so deutlich oder gar nicht an Pflanzen zu bemerken, deren Blätter schon in der ersten Receptionsbewegung die volle Amplitude der Tagesbewegung ausführen. Bei Acacia lophantha aber wenigstens, deren im Licht bewegungslos gemachte Blättchen schon mit der ersten Verdunklung zum Aneinanderpressen gebracht werden, wird eine Accumulation dadurch bemerklich, dass nach jener Receptionsbewegung nur ein 2maliger Hin- und Hergang, nach vorausgegangener Tagesperiode aber ein 4—5maliger Hin- und Hergang an den Blättchen der im Dunkeln gehaltenen Pflanze zu bemerken ist.

Die Erfolge, welche der tägliche Rhythmus oder ein anderer Wechsel der Beleuchtung im Nähern hat, können hier nicht eingehend behandelt werden, übrigens entsprechen die thatsächlichen Erfahrungen im Wesentlichen den Resultaten, die an einem schwingenden Pendel erzielt werden, wenn man die Bewegung fördernde oder hemmende Stösse verschiedener Intensität auf dasselbe wirken lässt.

Normalerweise greifen tägliche Nachwirkungsbewegungen und neue paratonische Wirkungen begünstigend zusammen, und sowohl die Verdunklung am Abend, als die Erhellung am Morgen beschleunigt die ohnehin angestrebte Bewegung. Dieser tritt aber eine entgegengesetzt gerichtete Receptionsbewegung gegenüber, wenn man z. B. während der abendlichen Senkung die Be-

---

1) Pfeffer, l. c., p. 39, 43, 49; p. 53 ist auch die von einigen Autoren angenommene Beschleunigung der im Dunkeln fortdauernden Bewegung behandelt.

leuchtung verstärkt, und von der relativen Intensität der beiden sich entgegenarbeitenden Bestrebungen hängt die als Resultante sich ergebende Bewegung ab. Ist eine stärker reagirende Pflanze, wie Acacia lophantha, gegeben, so vermag eine ansehnlichere Lichtsteigerung die abendliche Bewegung der Blätter umzuwenden, dagegen schreitet diese unter gleichen Umständen, jedoch etwas verlangsamt fort, wenn ein einzelner Lichtwechsel eine Receptionsbewegung von nur geringer Amplitude hervorruft, wie ich dieses u. a. an Blättern von Sigesbekia, Chenopodium album, Nicotiana rustica, an Blüthen von Leontodon hastilis, Taraxacum officinale beobachtete [1]. An solchen Pflanzen bewirkt demgemäss eine Verdunklung in den Nachmittagsstunden eine sehr ansehnliche Bewegung, erzielt aber in den Morgenstunden einen nur geringen Effect [2]. Dass dieses Verhalten wesentlich von den jeweilig angestrebten Bewegungszuständen abhängt, nicht aber durch die Nothwendigkeit einer Ruhezeit nach jeder ausgeführten Bewegung bedingt wird, lehren die durch continuirliche Beleuchtung bewegungslos gemachten Pflanzen, die trotz längerer vorausgegangener Ruhe doch nur mit einer geringen Amplitude auf eine Verdunklung antworten.

Wird der Beleuchtungswechsel gerade umgekehrt, also die Pflanze fernerhin Nachts erhellt und Tags verdunkelt, so treten gleichfalls entgegengesetzte Bewegungsbestrebungen in Conflict. Jedenfalls ist dann nach einiger Zeit ein den neuen Beleuchtungsverhältnissen entsprechender Bewegungsgang inducirt, von der paratonischen Reactionsfähigkeit der Pflanze hängt es aber wiederum ab, wie schnell die Umwendung des Bewegungsrhythmus erfolgt [3]. Dieser accommodirt sich natürlich auch den obwaltenden Verhältnissen, wenn die Zeit des Beleuchtungswechsels um einige Stunden verschoben wird, und schon dieserhalb ändern sich die Wendepuncte der täglichen Bewegungen bei uns mit den Jahreszeiten. In allen Fällen ist übrigens zu beachten, dass die Nachwirkungsbewegungen sich nach den thatsächlich ausgeführten Bewegungen richten, und deshalb unter unverändert bleibendem Beleuchtungswechsel ein günstiges Zusammenwirken zwischen Nachwirkungs- und Receptionsbewegungen immer hergestellt wird. Lichtschwankungen während des Tages machen sich natürlich im täglichen Bewegungsgang bemerklich, der auch von anderen Factoren beeinflusst wird, von denen einige weiterhin noch Besprechung finden, und in dem autonome Bewegungen, sofern sie vorhanden, sich immer geltend machen.

Die Receptionsbewegungen und damit auch die tägliche Bewegung wird, wie im vorigen Paragraphen auseinandergesetzt ist, erzielt, indem Verdunklung eine Steigerung, Erhellung eine Verminderung der Expansionkraft (resp. des Wachsthums) erzeugt, und diese ungleich schnell in den antagonistischen Geweben variirt. Es ist also hier eine allseitige Helligkeitsschwankung, nicht,

---

1) Dieses Entgegenarbeiten von Nachwirkungsbewegungen und Receptionsbewegungen benutzte ich (l. c., p. 35 u. 71), um die täglichen Bewegungen schneller in continuirlicher Beleuchtung zu eliminiren.

2) Pfeffer, l. c., p. 71. Deshalb bringt auch im Freien eine durch aufsteigendes Gewitter oder anderweitig erzielte Verfinsterung am Nachmittag, nicht aber am Morgen in besagter Weise reagirende Blätter und Blüthen in Nachtstellung. Vgl. z. B. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 201.

3) Pfeffer, l. c., p. 45.

wie beim Heliotropismus, eine einseitige Beleuchtung maassgebend, durch welche freilich in den Bewegungsorganen gleichfalls heliotropische und, so weit mir bekannt, positiv heliotropische Krümmungen erzeugt werden. Diesen sind jedenfalls zum guten Theil die durch directe Insolation erzielten Bewegungen zuzuschreiben, welche z. B. bewirken, dass die Blättchen von Acacia, Mimosa, Robinia sich aufwärts zusammenneigen oder sich rückwärts beugen, wenn sie durch reflectirtes Sonnenlicht von unten getroffen werden [1].

Dagegen senken sich als Folge gesteigerter Erhellung die Blättchen von Oxalis acetosella im Sonnenlicht und dem entsprechend wird derselbe Erfolg erreicht, gleichviel in welcher Richtung die Sonnenstrahlen die Gelenke treffen. Hier ist die Ursache der Senkung die mit der Intensität der Beleuchtung relativ ansehnlicher abnehmende Expansionskraft der unteren Gelenkhälfte. Die Verminderung der Biegungsfestigkeit der Gelenke zeigt an, dass die Erschlaffung der insolirten Gelenke eine sehr erhebliche ist, und zwar kommt dieser Erfolg, wie schon Cohn zeigte, nicht durch Erwärmung der Gelenke zu Stande [2]. Ein ähnliches Verhalten scheint sich nach Darwin (l. c., p. 381) an den Blättchen von Averrhoa bilimbi zu finden.

Die Relation der Expansionskraft oder des Wachsthums in den antagonistischen Geweben ist überhaupt mit der Beleuchtung, wenn auch in den meisten Fällen nicht sehr erheblich, veränderlich. Deshalb nehmen manche Blätter im Dunkeln eine etwas andere Stellung als Gleichgewichtslage an, als im diffusen Licht [3], und begreiflicherweise kommen ähnliche Verhältnisse durch das Ausmaass anderer Agentien, z. B., wie wir noch hören werden, durch Temperatur und Wassergehalt zu Stande. Indem nun ein ins Dunkle gebrachtes Blatt seiner neuen Gleichgewichtslage zustrebt, geht natürlich auch eine gewisse Senkung oder Hebung vor sich [4], die aber nicht die Ursache der täglichen Bewegungen ist, welche ja aus den hervorgehobenen mechanischen Gründen in einem Hin- und Hergang, also in Schwingungen um die Gleichgewichtslage bestehen, die eine Verschiebung dieser nicht herbeiführen müssen.

Die historische Entwicklung unseres Gegenstandes habe ich in meinen Periodischen Bewegungen (p. 30 u. 163) geschildert. Hier sei nur bemerkt, dass schon de Candolle [5] die Frage aufwarf, ob der tägliche Beleuchtungswechsel die Tagesbewegungen ausbilde, oder ob Schwingungen dieser Art der Pflanze als erbliche Eigenschaft zukommen, der Beleuchtungswechsel also nicht die Bewegungen erzeuge, sondern nur einen gewissen regulirenden Einfluss ausübe. Experimentell kam de Candolle zu keinem entscheidenden

---

1) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 62. Aeltere Lit. ist hier citirt. — Vgl. auch Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 379. Darwin bezeichnet dieses zuweilen Tagesschlaf genannte Phänomen als Paraheliotropismus. — Ueber die Bedeutung dieser Bewegungen zum Schutze des Chlorophylls vgl. Wiesner, Die natürl. Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls, 1876.

2) Näheres Pfeffer, l. c., p. 59.

3) Vgl. z. B. Pfeffer, l. c., p. 19. — Nach Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 56) legt sich sogar die morphologische Oberseite der im Dunkeln cultivirten Blätter von Galanthus nivalis dem Boden auf, und durch stärkeres Wachsthum der Oberseite wird demgemäss nach dem Einbringen in Licht eine mehr als 90 Grad betragende Bewegung ausgeführt.

4) Vielleicht schwebte ein derartiger Gedanke C. Kraus (Flora 1879, p. 69) in seiner übrigens unklaren Erklärung der täglichen Bewegungen vor.

5) Mémoires présentés par divers. savans 1806, Bd. 1, p. 349.

Resultat, und wenn er zunächst die erstere Annahme für wahrscheinlicher hielt, so scheint er weiterhin[1]) eine erbliche Tagesperiode angenommen zu haben, und dieser Ansicht schliessen sich auch mehr oder weniger Dutrochet[2]), Sachs[3]), Hofmeister[4]) an, die, so weit mir bekannt, dem Beleuchtungswechsel nur regulirenden Einfluss zuschrieben. Die Fortdauer der Tagesbewegungen im Dunkeln, welche entweder auf erbliche Periodicität oder wohl auch auf nicht vollkommenen Lichtabschluss geschoben worden war, lernte ich dann als Nachwirkungsbewegungen des in der oben geschilderten Weise inducirten Bewegungsganges kennen.

Entscheidend für das Zustandekommen der Tagesbewegungen ist also die erblich gegebene spezifische paratonische Reactionsfähigkeit der antagonistischen Gewebecomplexe. Die vermöge dieser Eigenschaft durch Beleuchtungswechsel inducirten Bewegungen setzen sich ohne die äussere Ursache, wie bemerkt, in den bisher beobachteten Fällen kaum mehr als 1 Woche fort. Doch hält die gleichfalls in analoger Weise inducirte tägliche Periodicität des Längenwachsthums, wie es scheint, in manchen Fällen schon erheblich länger an (II, § 24), und unmöglich ist es nicht, dass Fälle gefunden werden, in denen die Nachwirkungsbewegungen der inducirten Tagesperiode bis auf Nachkommen sich erhalten. Es würde also dann gegenüber beschränkter Beobachtungszeit eine erblich gewordene Periodicität vorliegen, und die nähere Aufhellung der jährlichen Periode der Wachsthumsvorgänge wird, wie früher bemerkt (II, § 25), schlagende Beispiele dieser Art voraussichtlich liefern. Nachwirkung und Vererbung sind naturgemäss durch Bindeglieder verknüpft, doch ist es bisher üblich gewesen, unter Vererbung die Uebertragung von Eigenschaften auf die Nachkommen zu verstehen, und zu dieser Categorie gehören dann auf Grund der empirischen Erfahrungen die täglichen periodischen Bewegungen nicht. Fast scheint es aber, als ob Darwin[5]) den Begriff »Vererbung« erweitern und auf die zeitlich begrenzten Nachwirkungsbewegungen ausdehnen will, denn nur so ist mir verständlich, dass dieser Forscher die Periodicität der Tagesbewegung als in einer gewissen Ausdehnung vererbt ansieht.

Das Verhältniss der von verschiedenen äusseren Ursachen abhängigen Bewegungsvorgänge unter einander ist früher besprochen worden (II, § 41). Es sei indess hier bemerkt, dass die täglichen Bewegungen und die autonomen Bewegungen von Sachs[6]) auseinander gehalten wurden, und dass Brücke[7]) nachwies, wie die bis dahin meist verwechselten täglichen und durch Stoss auslösbaren Bewegungen von Mimosa pudica auf einer verschiedenen mechanischen Vermittlung beruhen. Denn ein mechanischer Reiz bewirkt eine Senkung der Expansionskraft nur in der unteren Hälfte des primären Gelenkes und führt so eine Erschlaffung herbei, während, wie oben mitgetheilt, beim Uebergang in die Nachtstellung die beiden Gelenkhälften gleichsinnig an Expansionskraft gewinnen und die Biegungsfestigkeit zunimmt.

Der Mechanismus der Tagesbewegungen, so lange eben Receptionsbewegungen mit eingreifen, weicht, wie hervorgehoben, auch von dem Mechanismus der autonomen Bewegungen ab, in denen sich die Spannung in den antagonistischen Gelenkhälften in gerade entgegengesetztem Sinne ändert. Ein Mittel, die autonomen Bewegungen zum Stillstand zu bringen, während die Tagesbewegungen fortdauern, ist nicht bekannt, dagegen setzen sich letztere bei Mimosa pudica (auch bei anderen Pflanzen) fort, während die Reizbarkeit sistirt ist, die durchgehends durch äussere Eingriffe früher erlischt, als die nyctitropischen und auto-

---

1) De Candolle, Pflanzenphysiol., übers. von Röper, 1835, Bd. 2, p. 640.

2) Mémoires, Brüssel 1837, p. 287. 3) Flora 1863, p. 469.

4) Pflanzenzelle 1867, p. 331.

5) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 347. — Die logische Incorrectheit, die äussere Ursache als ererbtes Phänomen bezeichnet zu haben, die mir Darwin vorwirft (in der Anmerkung), trifft mich nicht, da ich im Gegentheil wiederholt in den Period. Bewegungen nachdrücklich hervorhob, dass nur die thatsächlich ausgeführten Bewegungen maassgebend für die Nachwirkungen sind. Eher muss ich aber meinen, dass Darwin die erblich überkommene Reactionsfähigkeit und den Beleuchtungswechsel als äusseren auslösenden Anstoss der Bewegung an der bezeichneten Stelle nicht genügend auseinander gehalten hat.

6) Flora 1863, p. 449.

7) Müller's Archiv f. Physiologie 1848, p. 447; vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 153.

nomen Bewegungen. Letztere halten noch an, wenn durch mässige Einwirkung von Aether- oder Chloroformdampf (II, § 59) oder durch schnell aufeinander folgende Stösse (II, § 52) die Reizbarkeit eliminirt ist, und diese verschwindet bei Aufenthalt im Dunkeln schneller als die Tagesbewegungen, die aber durch continuirliche Beleuchtung aufhebbar sind, in welcher die mechanische Reizbarkeit erhalten bleibt. Und wie nicht jede zu täglichen Bewegungen befähigte Pflanze durch Berührung zu merklichen Reizbewegungen veranlasst werden kann, kommen auch wohl den meisten, jedoch nicht allen, gegen mechanische Reize empfindlichen Pflanzen nyctitropische Bewegungen zu, denn letztere gehen den mechanisch reizbaren Blättern von Drosera rotundifolia [1]) und Dionaea muscipula [2]) ab.

Periodisch wiederkehrende Vorgänge werden übrigens durch alle sich rhythmisch wiederholende äussere Eingriffe, auf welche die Pflanze reagirt, hervorgerufen. Um bei Bewegungen zu bleiben, erinnere ich daran, dass z. B. eine tägliche Bewegung zu Stande kommt, wenn eine Pflanze sich Tags gegen ein Fenster hin krümmt und Nachts diese Bewegung ausgleicht, und in bestimmten Intervallen wiederholte Contactreizung der Drüsenhaare von Drosera würde ja auch eine periodische Bewegung von entsprechendem Zeitmaass erzeugen. Den hier speziell behandelten täglichen Bewegungen schliessen sich eng an die vom Lichtwechsel abhängigen täglichen Schwankungen des Längenzuwachses (II, § 24) und der Gewebespannung (II, § 11). Auch die täglichen Variationen der Spaltweite an Spaltöffnungen (I, § 17) und des Saftausflusses an decapitirten Pflanzen (I, § 31) sind von dem täglichen Wechsel äusserer Verhältnisse abhängige Vorgänge, deren Zustandekommen vielleicht in Beziehung zu derselben Reactionsfähigkeit steht, von welcher die nyctitropischen Bewegungen abhängen. Zur Erzeugung solcher periodischer Bewegungen bedarf es natürlich nicht der Nachwirkungsbewegungen, zu denen indess vielfach eine Neigung im vegetabilischen Organismus zu bestehen scheint.

Combinationsbewegungen. Nachdem früher im Allgemeinen die Resultate angedeutet sind, welche aus dem Zusammengreifen von Receptionsbewegungen und autonomen oder Nachwirkungsbewegungen sich ergeben, muss hier noch einiger anderer Factoren gedacht werden, die Einfluss auf den Bewegungsgang haben können. Zu diesen gehört das mit der Stellung des Blattes, mit Bezug auf die Bewegungszone, veränderliche statische Moment, das natürlich bei horizontaler Lage des Blattes am ansehnlichsten ausfällt, während mit der Annäherung an die Verticale der Zug und Druck abnimmt, welcher bestrebt ist, das Blatt abwärts zu bewegen. Einen gewissen Einfluss muss eine solche mechanische Wirkung immer auf den Bewegungsgang haben, für den es auch nicht gleichgültig sein kann, dass während der Hebung des Blattes eine entsprechend ansehnlichere Arbeit, als während der Senkung zu leisten ist.

Eine Vermehrung des statischen Moments bewirkt an Mimosa pudica sogar, dass der primäre Blattstiel am Abend sich erheblich senkt, um erst weiterhin sich zu erheben, obgleich im Gelenk als Folge der Verdunklung nur Hebung des primären Blattstiels angestrebt wird [3]). Erheblich vermehrt aber wird das statische Moment durch die nyctitropische Bewegung der secundären Blattstiele, welche sich, wie es Fig. 29, Bd. II, p. 236 [4]), zeigt, Abends nach vorn bewegen, und auch die abendliche Bewegung der Blättchen vermehrt noch die im Gelenk beugend wirkende Kraft. In der That hört diese abendliche Senkung des primären Blattstiels endlich auf, wenn man die Stellungsänderung der secundären Blattstiele durch geeignetes Festbinden verhindert. Der Nachwirkung der vorausgegangenen Bewegung halber verschwindet aber nun allmählich die abendliche Senkung, welche in einzelnen Versuchen nach 8 Tagen, in anderen erst nach 14 Tagen nicht mehr zu bemerken war. Wurden dann die secundären Blattstiele wieder in Freiheit gesetzt, so trat mit der Bewegung dieser die abendliche Senkung, jedoch, da sie durch Accumulation entsteht,

---

1) Kabsch, Bot. Ztg. 1860, p. 247.

2) Oudemans, Bot. Ztg. 1860, p. 163; Munk, Die elektrischen u. Bewegungs-Erscheinungen am Blatte von Dionaea 1876, p. 101.

3) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 73. Der normale Gang der täglichen Bewegung ist ausführlich verfolgt von Millardet, Nouvell. Recherch. sur la périodicité d. l. tension. 1869, Separatabz. aus Mémoir. d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Strassbourg, Bd. 6.

4) Die Blätter nehmen Abends zunächst eine der Reizstellung habituell ähnliche Lage an.

nur allmählich wieder ein. Aus dieser Erscheinung geht also schlagend hervor, dass nicht die durch die paratonische Wirkung des Lichtes angestrebte, sondern die thatsächlich ausgeführte Bewegung bestimmend für die Nachwirkungsbewegung ist.

Von Bedeutung für den Erfolg einer paratonischen Wirkung des Lichtes und somit für die Tagesbewegung ist die in einem Gelenk bereits vorhandene Relation der Spannung der antagonistischen Gewebe. Es ergibt sich dieses aus den Erfahrungen an umgekehrten Pflanzen von Phaseolus vulgaris und von Desmodium gyrans. Vermöge des negativen Geotropismus, der allen Gelenken zukommt, gehen nämlich nach Umkehrung die fraglichen Blätter am Tage in eine der Nachtstellung ähnliche Lage über, indem, wie die Constanz der Biegungsfestigkeit lehrt, die morphologisch obere Gelenkhälfte an Expansionskraft gewinnt, die untere (nun zenithwärts gerichtete) Gelenkhälfte dagegen an Ausdehnungskraft entsprechend verliert[1]. Hält man die Blattstiele der Primordialblätter von Phaseolus[2] fest, so sind diese Blätter am Tage dem Stengel angepresst, werden aber am Abend horizontal, führen also, auch bei einer Verdunklung am Tage, gerade entgegengesetzte Bewegungen wie an der in Normalstellung befindlichen Pflanze aus und kehren somit nach einer Verdunklung immer in die Ausgangslage zurück. Der endliche Expansionszuwachs beider Gelenkhälften ist also gleich, jener entwickelt sich jetzt aber schneller in der morphologisch oberen Gelenkhälfte, und wir müssen dieses als eine Folge der in der oberen Gelenkhälfte nach der Umkehrung relativ vermehrten Expansionskraft ansehen, wenn auch die näheren Umstände noch weiterer Aufklärung harren.

Es ist also auch die Lage der Blätter gegen die Verticale von Bedeutung für Receptions- und Tagesbewegung, und vielleicht erklärt sich hieraus Darwin's[3] Beobachtung, nach der an manchen Pflanzen die an horizontalen und vertikalen Zweigen derselben Pflanze stehenden Blätter gewisse Abweichungen hinsichtlich ihrer nyctitropischen Bewegungen zeigen. Auch wird mit der Krümmung der Bewegungszone die Stellung gegen die Verticale und damit die Intensität der geotropischen Wirkung mehr oder weniger modificirt. Uebrigens sind bekanntlich viele Blätter so organisirt, dass sie sich Abends erheben, also die erdwärts gewandte Partie der Bewegungszone Abends an Expansionskraft gewinnt.

Reactionszeit. Einer gewissen, wenn auch kurzen Zeit bedarf es natürlich immer, um als Erfolg eines Beleuchtungswechsels eine bemerkliche Bewegung zu erzielen oder eine in Gang befindliche Bewegung umzuwenden. Hierzu bedurfte es u. a. 1—5 Minuten, als einseitig operirte Gelenke von Phaseolus, nachdem sie durch Verdunklung in Bewegung gesetzt worden waren, wieder erhellt wurden.

Ebenso reagirt eine bei Lichtabschluss gehaltene Pflanze erst ansehnlich auf eine erneute Verdunklung, nachdem sie eine gewisse Zeit beleuchtet war. So bewegten sich die Blättchen von Acacia lophantha nur wenig, als sie nach 10 Minuten Beleuchtung verdunkelt wurden, dagegen schon recht ansehnlich nach halbstündiger Beleuchtung. Der reactionsfähige Zustand wird also immerhin schnell, auch an Wachsthumsbewegungen ausführenden Blättern von Impatiens noli tangere hergestellt. Schon nach 5 Minuten Beleuchtung erfolgte eine ganz geringe, nach 15 Minuten eine 25—37 Grad erreichende Senkung der wieder verdunkelten Blätter von Impatiens, und innerhalb $^1/_2$ Stunde scheint sich so ziemlich die maximale Reactionsfähigkeit herzustellen[5].

Die Beleuchtung wirkt aber auf die Bewegung nicht in gerade umgekehrter Weise, wie die folgende Verdunklung, da die hierdurch sich so ansehnlich senkenden Blätter von Impatiens sich nur wenig während der Beleuchtung erheben. Durch diese werden aber in dem reactionsfähigen Gewebe die Bedingungen geschaffen, vermöge welcher durch den Act der Verdunklung vorübergehend, wie früher mitgetheilt, eine beschleunigte Zuwachsbewegung (auch der neutralen Achse) erzielt wird. Leider fehlen noch Argumente, um sicher zu entscheiden, ob der Act der Erhellung als solcher nichts wirkt und das Wachsthum eben nur allmählich auf die im Licht geringere Wachsthumsschnelligkeit zurückkehrt[6]. Es hat dieses in der That eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich, und einen analogen Fall, dass nämlich ein Temperaturabfall nicht gerade die umgekehrte Wirkung einer gleichen Temperaturerhöhung erzielt, werden wir noch kennen lernen (II, § 58).

---

1) Pfeffer, l. c., p. 140. 2) Vgl. Fig. 28 in Bd. I, p. 191.
3) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 336. 4) Pfeffer, l. c., p. 73.
5) Pfeffer, l. c., p. 57. 6) Pfeffer, l. c., p. 96.

Uebrigens wird in den Gelenkhälften durch Verdunklung die Expansionskraft vorübergehend über das Maass getrieben, welches unter constanten Bedingungen fernerhin als Gleichgewichtslage anzusehen ist. Denn da in der durch Verdunklung hervorgerufenen Bewegung die Biegungsfestigkeit während der rückgängigen Bewegung nicht mehr zunimmt, so muss hierbei die Expansionskraft in der schneller reagirenden Hälfte wieder entsprechend zurückgehen[1].

Die Expansionskraft, mit der die Bewegungen angestrebt werden, ergibt sich aus der Kraft, die nöthig ist, um die Variationsbewegung eines Blattes aufzuhalten. Nach Versuchen in dieser Richtung strebte die obere Gelenkhälfte eines horizontal festgehaltenen Primordialblattes von Phaseolus vulgaris in verschiedenen Versuchen mit einem Druck von mindestens 4,9 bis 5,2 Atmosphären sich zu verlängern und somit das Blatt abwärts zu bewegen. Dieses bezeichnet aber nur den Ueberschuss der Spannkraft der oberen über die untere Gelenkhälfte und, mit Einrechnung der zur Aequilibrirung dieser letzteren nöthigen Leistung, würde die gesammte Expansionskraft der oberen Gelenkhälfte sich mindestens auf 4,9 bis 7.7 Atmosphären stellen. Das Nähere über die Ausführung der Versuche möge in meinen »Periodischen Bewegungen«, p. 97, nachgesehen werden. Aus diesen ist auch zu ersehen, dass die Expansionskraft einzelner activer Zellen die obigen Werthe jedenfalls ansehnlich übertreffen muss.

Die Expansionskräfte in den Wachsthumsbewegungen sind jedenfalls nicht geringer, lassen sich aber auf gleiche Weise nicht bestimmen, da dieselben, auch wenn die Bewegung aufgehalten ist, doch in der Wachsthumsarbeit Verwendung finden.

Innere Ursachen. Es ist wohl kaum zweifelhaft, dass die Veränderungen der Expansionskraft, durch welche sowohl die Variations-, als auch die Wachsthumsbewegungen zu Stande kommen, auf entsprechenden Schwankungen des vom Zellinhalt gegen die Wandung ausgeübten Druckes, also des Turgors beruhen. Hofmeister's[2] allgemeine Annahme, nach der die Spannungsänderungen durch Imbibitionszustände der Zellwand erzeugt werden, wird, so wenig wie in anderen Fällen, durch Thatsachen nicht gestützt. Dagegen spricht für den Turgor als mechanische Ursache der Bewegung, dass mit plasmolytischer Aufhebung jenes eine Variationskrümmung vollkommen, eine Wachsthumskrümmung, wenigstens unmittelbar nach der Entstehung, theilweise rückgängig wird. Durch welche speziellen Vorgänge im Zellinhalt die Veränderung des gegen die Wandung ausgeübten Druckes erreicht wird, ist noch fraglich, und die in § 53 (Bd. II) angedeuteten Fragen kommen auch für die täglichen Bewegungen wieder in Betracht.

Eine hohe osmotische Spannung ist in den Bewegungszonen, insbesondere auch in den Zellen der Gelenke, vorhanden und nothwendig, doch fehlt noch der strenge Beweis, dass durch Variation jener die Bewegung verursacht wird. Mit Hülfe der plasmolytischen Methode wurde kein entscheidendes Resultat erhalten, denn in Versuchen Dr. Hilburg's[3] waren zur Erzeugung von eben wahrnehmbarer Contraction in den Gelenkzellen Salzlösungen derselben Concentration nöthig, gleichviel, ob am Licht oder im Dunkeln gehaltene Pflanzen von Phaseolus, Mimosa u. a. geprüft wurden. Jedoch sind diese Erfahrungen nicht entscheidend, weil der durch Licht erzielte Reizzustand möglicherweise nicht fixirt und mit dem Zerschneiden der Gelenke vielleicht rückgängig wird, so wie ja auch die aus gereizten Gelenken von Mimosa pudica entnommenen Schnitte immer sogleich auf den höchsten Turgescenzzustand zurückgehen. Geotropische und heliotropische Krümmungen in den Gelenken kommen allerdings durch eine Veränderung der osmotischen Leistung zu Stande, da nach Realisirung jener die Zellen derjenigen Gelenkhälfte, in welcher die Expansionskraft gewachsen war, zur merklichen Contraction einer Salzlösung höherer Concentration als bisher bedurften, in der antagonistischen Hälfte aber eine Lösung geringerer Concentration als zuvor ausreichte. Hiernach müssen die dem Geotropismus und Heliotropismus

---

1) **Pfeffer, l. c., p. 93.**

2) **Pflanzenzelle 1867, § 32 u. 38. — Vgl. Pfeffer, l. c., p. 112.**

3) Mittlerweile veröffentlicht in Untersuchungen aus dem Bot. Institut in Tübingen 1881, Heft 1, p. 23. Die parenchymatischen Gelenkzellen zeigen ein eigenthümliches Verhalten darin, dass beim Liegen in Wasser der Turgor zurückgeht, nicht aber in Lösungen von Salpeter und einigen anderen Salzen.

zu Grunde liegenden inneren mechanischen Vorgänge verschieden sein von denen, welche zu nyctitropischen Bewegungen führen, doch können diese letzteren deshalb immer noch durch veränderte osmotische Leistung in den activen Zellen zu Stande kommen.

Nach einer Annahme Bert's[1] soll die Turgorschwankung zu Stande kommen, indem Glycose während des Tages in Folge der Production organischer Substanz in den Gelenkzellen angehäuft, während der Nacht aber wieder consumirt wird. Das Irrige dieser Annahme ergibt sich indess sogleich aus sicher gestellten Erfahrungen, von denen ich hier nur erwähne, dass im Dunkeln die Biegungsfestigkeit der Gelenke sich einige Tage constant erhält, was ja bei Abnahme der osmotisch wirksamen Stoffe nicht zutreffen könnte, und dass die dunkel gehaltenen Pflanzen schon nach kurzer Beleuchtung auf eine erneute Verdunklung reagiren. — Die Speculationen von C. Kraus[2], denen Kritik und Umsicht abgeht, sind für unsern Gegenstand bedeutungslos.

Bewegungen durch Temperaturschwankungen.

§ 58. Wie alle Thätigkeiten im Organismus, hängen natürlich auch die Bewegungsvorgänge von der Temperatur ab und gehen bei günstigem Ausmaass dieser am besten vor sich. Ausserdem werden aber auch in manchen Pflanzen durch Temperaturschwankungen Bewegungen erzielt, indem entweder mit Aenderung der Temperatur ein Organ auf die dem bezüglichen Wärmezustand entsprechende Gleichgewichtslage sich begibt, oder indem durch den Act der Temperaturschwankung eine hin- und hergehende Receptionsbewegung erzeugt wird. Es kommt also der Wärmewechsel, analog wie der Beleuchtungswechsel, in diesem doppelten Sinne als äussere Veranlassung von Bewegungen in Betracht. Hier fassen wir insbesondere die durch Temperaturänderung erzielten hin- und hergehenden Receptionsbewegungen ins Auge, die wie die durch Beleuchtungswechsel erzeugten Bewegungen entstehen, indem das Wachsthum der antagonistischen Gewebe gleichsinnig, aber ungleich schnell durch die Temperaturschwankung geändert wird.

Receptionsbewegungen besagter Art führen namentlich einige Blüthen aus, und zwar wird in diesen der Regel nach durch eine Temperatursteigerung eine Oeffnungsbewegung, durch einen Temperaturabfall eine Schliessungsbewegung hervorgerufen. Unter den mir bekannten Objecten sind am empfindlichsten die Blüthen von Crocus (vernus, luteus) und Tulipa Gesneriana, die jederzeit auf einen Temperaturwechsel mit einer erheblichen Bewegung antworten[3]. Diese fällt schon wesentlich geringer in den Blüthen von Adonis vernalis, Ornithogalum umbellatum, Colchicum autumnale aus, und noch weniger empfindlich sind die Blüthen von Ranunculus ficaria, Anemone nemorosa, Malope trifida, die übrigens, so lange sie paratonisch empfindlich sind, auf eine Temperaturschwankung von 5—10° C. jederzeit noch recht deutlich reagiren. Viel weniger empfindlich sind die Blüthen von Oxalis rosea, Nymphaea alba, von Compositen (soweit diese tägliche Bewegungen ausführen), und an diesen Objecten bedarf

1) Compt. rend. 1878, Bd. 87, p. 421; z. Th. schon Mémoires d. l'Académie d. Bordeaux 1870, Bd. 8, p. 53. — Vgl. das Referat in Bot. Ztg. 1879, p. 187.

2) Flora 1877, p. 73.

3) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 194. Empfindliche Crocusblüthen habe ich im Laufe von 3 Minuten aus dem geschlossenen in den geöffneten Zustand übergehen sehen, als sie aus 12° C. in einen 22° C. warmen Raum gebracht wurden (l. c., p. 183).

es schon öfters besonderer Messungen, um nach einer Temperaturschwankung von 10° C. eine Bewegung nachzuweisen. Die Laubblätter reagiren, so weit bekannt, zumeist in nur geringem Grade auf eine Temperaturänderung, und die hierdurch erzielten Bewegungen hängen z. B. an den Blättchen von Oxalis acetosella von einer Verschiebung der Gleichgewichtslage ab.

Sämmtliche oben genannte Objecte reagiren auch auf Lichtschwankungen, sind übrigens gegen diese, sowie gegen Temperaturschwankungen, spezifisch und graduell verschieden empfindlich. Die Organe, in denen Temperaturwechsel ansehnliche Bewegungen hervorruft, reagiren wenigstens öfters in geringerem Grade gegen Beleuchtungswechsel, durch welchen hingegen die täglichen Bewegungen der Blüthen von Compositen, Oxalis u. s. w. in erster Linie hervorgerufen, doch erst durch Accumulation auf die volle Amplitude gebracht werden. Verdunklung und Temperaturerniedrigung veranlassen in den genannten Blüthen gleichsinnige Schliessungsbewegung, dagegen werden die Blätter von Oxalis acetosella und Hedysarum gyrans durch Verdunklung und durch Temperatursteigerung zu einer Senkungsbewegung angetrieben [1]).

Die empfindlichen Blüthen reagiren sehr schnell auf eine Temperaturänderung, und wenn auch diese nur $1/2$° C. beträgt, so wird doch schon eine merkliche Bewegung an den Blüthen von Crocus hervorgerufen [2]). Immer wird durch plötzliche Temperaturschwankung eine hin- und hergehende Bewegung veranlasst, doch bleiben die Blüthen bei niedriger Temperatur vielfach geschlossen, weil eben die dem niederen Temperaturgrade entsprechende Gleichgewichtslage eine derartige ist, dass die rückgängige Receptionsbewegung die aneinander gepressten Blüthenzipfel oder die aneinander gepressten Blüthen der Compositenköpfchen nicht mehr voneinander entfernt. Dass aber dennoch eine rückgängige Bewegung angestrebt wird, lehren die Erfahrungen nach Entfernung der hemmenden Perigonzipfel, resp. Blüthen, und eine Wiederöffnung der Blüthen erfolgt auch dann, wenn durch die constant gehaltene niedere Temperatur die Gleichgewichtslage der Blüthentheile nicht bis zur Aneinanderpressung verrückt wird. Die Blüthen von Crocus blieben u. a. in meinen Versuchen bei Temperaturen unter 8° C. geschlossen, und die Blüthen von Leontodon hastilis, Hieracium vulgatum, Oxalis rosea vermochte bei 1—3° C. auch Beleuchtung nicht zu öffnen, während sie bei 8—10° C. sich entfalteten, jedoch in weit geringerem Maasse als bei höheren Wärmegraden [3]).

Mit Senkung der Temperatur kommen also gleichzeitig die einen Hin- und Hergang erzeugende Receptionsbewegung und die Verschiebung der Gleichgewichtslage als Bewegungsursachen in Betracht. Diese Verschiebung der Gleichgewichtslage ist in Blüthen, sofern es sich um einen Uebergang auf niedrige Temperaturgrade handelt, theilweise eine ziemlich weitgehende, und offenbar ist es als Schutzmittel für die Sexualorgane der Blüthe von Bedeutung, dass diese sich bei geringer Wärme gar nicht öffnet.

Beachtenswerth ist, dass durch den Act des Temperaturabfalls vorüber-

---

1) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 135.

2) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 183.

3) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 131; Physiol. Unters. 1873, p. 189. — Beispiele von Blüthen, die sich bei niedriger Temperatur nicht öffnen, bei Fritsch, Bot. Ztg. 1852, p. 897.

gehend eine ansehnliche Beschleunigung des Wachsthums in der Bewegungszone erzielt wird, die fernerhin in der constant gehaltenen niederen Temperatur viel langsamer als bei höherem Wärmegrad wächst. Dagegen steigt bei einer Temperaturerhöhung die Zuwachsbewegung, ohne eine transitorische Beschleunigung, auf das der höheren Temperatur entsprechende Maass, und indem die Innenseite der Blüthenzipfel schneller die bezügliche Wachsthumsschnelligkeit annimmt, erfolgt die entsprechende Oeffnungsbewegung. Es wirkt also ein Temperaturabfall nicht umgekehrt wie eine Temperaturerhöhung und, wie früher (II, § 56) bemerkt, scheint auch nur Verdunklung, nicht aber Erhellung eine stossweise Beschleunigung in den durch Beleuchtungswechsel in Bewegung gesetzten Organen zu erzielen.

Obige Schlüsse gründen sich vorwiegend auf die an Blüthen von Crocus vorgenommenen mikrometrischen Messungen, mit denen übrigens die an einigen anderen Blüthen gewonnenen Resultate übereinstimmen. Entsprechend der ansehnlichen Wachsthumsbeschleunigung pflegt während der oft sehr schnellen, durch Temperaturabfall erzielten Schliessungsbewegung die Innenseite der Perigonzipfel von Crocus entweder sich ein wenig zu verlängern oder gleiche Länge zu bewahren. Dagegen erfährt während der durch Temperatursteigerung erzeugten Oeffnungsbewegung die Aussenseite häufig eine geringe Verkürzung. Dass aber die beiden antagonistischen Hälften gleichsinnig, nur ungleich schnell, durch eine Temperaturschwankung afficirt werden, geht schon aus der folgenden rückgängigen Bewegung hervor, in welcher dann die andere antagonistische Hälfte gefördert wächst. Mit Einschluss der rückgängigen Bewegung ergibt sich dann, dass in Folge eines Temperaturabfalles auch die Innenseite einen beschleunigten Zuwachs erfuhr.

Die Messungen wurden in der II, p. 258 angedeuteten Weise mikrometrisch angestellt. Ich beschränke mich darauf, einen Versuch mitzutheilen, in welchem gleichzeitig Marken auf Aussen- und Innenseite des Perigons von Crocus vernus und zwar an derselben Querschnittszone sich befanden. Die Pflanzen wurden von 4 Uhr 10 Min. Nachm. bis 11 Uhr 50 Min. Morgens in einer constanten, zwischen 17—18° C. sich bewegenden Temperatur dunkel gehalten, dann in einen 7—7½° C. warmen Raum gebracht. Nachdem dann zwischen 12 Uhr 10 Min. und 12 Uhr 40 Min. rapide Schliessung erzielt war, fand fernerhin bis 4 Uhr Nachm., der niederen Temperatur entsprechend, nur geringes Wachsthum statt. Die Zahlen geben die abgelesenen Theilstriche des Okularmikrometers an (1 Strich = 0,00813 mm)[1].

	Aussenseite des Perigons	Innenseite des Perigons
7. Febr. 4 Uhr 10 Min. Nachm.	149,0	156,0
8. Febr. 8 » 50 » Vorm.	163,0	176,5
11 » 50 » »	167,0	180,0
Nun in Temperatur von 7—7½° C.		
12 Uhr 10 Min. Mittags	173,0	181,0
12 » 40 » »	176,0	181,0
4 » Nachm.	179,0	182,0

1) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 123.

Aus derartigen Messungen sind dann die nachfolgenden Tabellen zusammengestellt, in welchen die procentische Zuwachsbewegung für 1 Stunde berechnet ist, indem das aus Messungen auf Ober- und Unterseite gefundene procentische Mittel durch 2 dividirt wurde. Es wird also auf diese Weise das Wachsthum einer Mittellamelle bestimmt, die von der neutralen Achse jedenfalls nicht viel abweichen wird, und diese mittleren Zuwachse an den sich bewegenden und nicht bewegenden Blüthen lassen sich unter einander vergleichen. Ueber den Columnen sind die Zeitintervalle verzeichnet, aus welchen die bezüglichen stündlichen procentischen Mittelwerthe entnommen sind. Jede der Horizontalreihen basirt auf Messungen, die an derselben Zone einer Blüthe vorgenommen wurden.

Die erste Tabelle zeigt in unzweifelhafter Weise die Beschleunigung des mittleren Wachsthums an, welche nach einer Temperatursenkung eintrat, indem z. B. in Versuch 1 das procentische Wachsthum von 0,7 auf 4,65 stieg, als die Temperatur auf 7° C. erniedrigt wurde. In der darauf folgenden Messungszeit hatte die Bewegung und die Wachsthumsbeschleunigung noch nicht ausgespielt, diese ist aber weiterhin langsamer, als sie in der höheren Temperatur war. Die Tabelle 2 gibt in gleicher Weise den Erfolg einer Temperaturerhöhung wieder. Eine vorübergehende Beschleunigung des Wachsthums der Mittellamelle ist nicht daraus zu entnehmen, denn die für die höhere Temperatur in aufeinander folgenden Zeiten gefundenen Zuwachswerthe zeigen unter sich keine grösseren Differenzen, als sie der Natur der Sache nach durch methodische Fehler und das sich mit der grossen Periode ändernde Wachsthum zu erwarten sind.

Tabelle 1.

	Temperatur 17—18° C.		Dann in 7—7½° C. und gemessen		
	Beobachtungszeit 16½—16¾ Std.	Beobachtungszeit 3 Std.	nach 15—20 Min.	nach weiteren 25—30 Min.	nach weiteren 3 Std. bis 3 Std. 20 Min.
	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.
Nr. 1	0,64 %	0,70 %	4,65 %	1,87 %	0,41 %
» 2	0,67 »	0,74 »	6,21 »	3,27 »	0,34 »
» 3	0,93 »	1,13 »	3,12 »	1,79 »	0,23 »
» 4	0,63 »	0,65 »	5,83 »	2,96 »	0,24 »
» 5	0,70 »	0,84 »	5,20 »	1,91 »	0,19 »
» 6	0,94 »	1,16 »	6,42 »	2,87 »	0,31 »

Tabelle 2.

	Temp. 8—9° C.	Dann in 20—21° C. und gemessen		
	Beobachtungszeit 3—6 Stunden	nach 20—45 Min.	nach weiteren 40 Min. bis 2 Std. 20 Min.	nach weiteren 45 Min. bis 2 Std.
	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.
Nr. 1	0,19 %	2,33 %	1,62 %	0,93 %
» 2	0,31 »	1,87 »	0,95 »	0,70 »
» 3	0,32 »	1,65 »	2,04 »	1,04 »
» 4	0,35 »	0,95 »	1,32 »	1,34 »
» 5	0,15 »	1,21 »	0,81 »	1,05 »
» 6	0,14 »	1,04 »	0,82 »	1,13 »

Die Versuche wurden nicht gleichzeitig angestellt und die Messungen in verschieden langen Intervallen vorgenommen.

Combinationsbewegungen. Die durch Temperaturabfall erzielten Bewegungen werden natürlich, wenn sie mit anderweitig angestrebten Bewegungen in Conflict treten, entweder gehemmt oder gefördert. Reicht bei Crocus und Tulipa schon eine geringere Temperaturerhöhung aus, um eine durch Verdunklung inducirte, entgegengesetzt gerichtete Bewegung zu eliminiren, so vermögen umgekehrt Temperaturschwankungen die täglichen Bewegungen der Blüthen von Nymphaea alba, Oxalis rosea, Leontodon hastilis, Taraxacum officinale u. a. Compositen nicht aufzuhalten. Wohl aber wird das abendliche Schliessen dieser Blüthen durch eine Temperatursenkung, das Oeffnen am Morgen durch eine Temperaturerhöhung bedeutend beschleunigt. Es ist dieses Folge davon, dass sich gleichsinnig gerichtete Bestrebungen combiniren, und weil in diesen Blüthen in Folge der Nachwirkungsbewegungen und paratonischen Lichtwirkungen zu verschiedener Tageszeit ungleiche Bewegungsbestrebungen bestehen, influirt eine Temperaturschwankung nicht jederzeit in gleicher Weise auf den Bewegungsgang[1]. Waren solche Blüthen während des Tags durch Aufenthalt in einem 3—4° C. warmen Raume geschlossen gehalten, so öffneten sie sich Abends nach dem Erwärmen auf 17—22° C.[2]. Offenbar hängt dieses aber damit zusammen, dass nun erst Abends in den Blüthen Bewegungen realisirt werden, die des Morgens sich der niederen Temperatur halber nicht abspielen konnten.

Anderweitige Objecte. Eine erhebliche Senkung mit Steigerung der Temperatur führen die Blättchen von Oxalis acetosella aus[3], geringer, doch merklich, senken sich die Blätter von Hedysarum gyrans und, nach Ch. Darwin[4], von Averrhoa bilimbi. Nach meinen Erfahrungen scheint es sich bei den Blättchen von Oxalis acetosella wesentlich um eine Verschiebung der Gleichgewichtslage zu handeln.

Eine Verschiebung der Gleichgewichtslage durch entsprechende Aenderung der Wachsthumsthätigkeit in den antagonistischen Geweben ist wohl auch der Grund, dass manche ephemere Blüthen bei niedriger Temperatur sich nicht öffnen[5]. Von etwas anderer Bedeutung ist die § 10 (Bd. II) erwähnte Senkung von Blättern und Aesten beim Herabgehen der Temperatur unter den Gefrierpunkt. — In wie weit sich das Oeffnen und Schliessen der Antheren von Bulbocodium vernum und Alchemilla-Arten, das nach Mikosch[6] von Temperaturschwankungen abhängt, hier anreiht, muss ich dahin gestellt sein lassen.

Historisches. Die einfache Beobachtung, dass Erwärmung das Oeffnen der Blüthen einer Anemone beschleunige, machte schon Cornutus[7]. Hofmeister[8] erzielte dann durch Temperaturschwankungen Bewegungen an Blüthen der Gartentulpe, und Royer[9] sprach mit Unrecht Wärme- und Feuchtigkeitszustände als allgemeine Ursache der Blüthenbewegung an. Die Bedeutung der Temperaturschwankungen und der Mechanismus wurde dann in meinen citirten Arbeiten näher dargelegt, in denen auch die weitere bezügliche Literatur mitgetheilt ist.

Beeinflussung durch äussere Verhältnisse.

§ 59. Um Bewegungsvorgänge zu ermöglichen, bedarf es, wie überhaupt zum Unterhalt der Thätigkeit in der Pflanze, gewisser äusserer Bedingungen, und sofern diese nicht in richtigem Ausmaass geboten, tritt ein Starrezustand

---

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 195 u. 206; Period. Bewegungen 1875, p. 133.

2) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 197.

3) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 78; Period. Bewegungen 1875, p. 135.

4) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 283.

5) Welche Bedeutung Licht und Temperatur beim Oeffnen ephemerer Blüthen haben, ist noch zu untersuchen. Einige Angaben sind in den in meinen Physiol. Unters., p. 161, citirten Arbeiten zu finden. Ferner sind zu beachten die Beobachtungen von Fritsch, Bot. Ztg. 1852, p. 897, und, hinsichtlich des Aufblühens der Gräser, von Askenasy, Verhandlg. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1879, p. 271.

6) Botan. Jahresb. 1878, p. 219.

7) Citirt bei Ray, Historia plantarum 1686, Bd. 1, p. 2.

8) Flora 1862, p. 516.

9) Annal. d. scienc. naturell. 1868, V sér., Bd. 9, p. 355.

ein, aus dem die Pflanze, so lange sie nicht beschädigt wird, in den bewegungsfähigen Zustand zurückgeführt werden kann. Die bezüglichen allgemeinen Gesichtspuncte sind in § 27 (Bd. II) entwickelt, und es kann sich hier nur um Mittheilung einiger speziellen Thatsachen hinsichtlich der in Abschnitt 4 und 5 behandelten Reizbewegungen handeln. Da das Erlöschen dieser, insbesondere der durch Stoss auslösbaren Bewegungen von Mimosa pudica u. s. w., jederzeit leicht zu constatiren ist, so sind dieselben wohl geeignet, um die Grenzen zu bestimmen, innerhalb derer diese Thätigkeiten möglich sind. Nach den Erfahrungen an Mimosa pudica und einigen anderen durch Stoss reizbaren Pflanzen zu urtheilen, werden diese durch mechanischen Reiz veranlassten Bewegungen durch äussere Einflüsse durchgehends früher sistirt, als die nyctitropischen und die autonomen Bewegungen derselben Organe. Die Wirkung der äusseren Agentien ist zunächst eine locale, so dass z. B. nur die direct chloroformirten oder allein die ins Dunkle geführten Blätter von Mimosa ihre Reizbarkeit, resp. Bewegungsfähigkeit einbüssen.

Temperatur. Bewegungsfähigkeit ist durchgehends nur bei Temperaturgraden möglich, die sich innerhalb eines gewissen Minimum und Maximum halten, nach deren Ueberschreitung Kältestarre, resp. Wärmestarre eintritt. Nahe an diesen Grenzen ist die Reizbarkeit stark abgeschwächt, und bei einer zwischenliegenden optimalen Temperatur erreichen Empfindlichkeit und Bewegungsamplitude ihren höchsten Werth. Es gelten also dieselben Beziehungen wie hinsichtlich des Wachsens, und wie dieses, pflegt auch die Bewegungsfähigkeit der aus einem wärmeren Klima stammenden Pflanzen mit Senkung der Temperatur früher sistirt zu werden, als die der Pflanzen kälterer Zonen. Die nyctitropischen Bewegungen mancher einheimischen Pflanzen sind noch bemerklich, wenn das Thermometer nur einige Grade über Null zeigt [1]), dagegen verliert Mimosa pudica ihre Reizbarkeit, wenn die Temperatur unter 15° C. sinkt [2]). Die Angabe Nitschke's [3]), die Reizbarkeit der Drüsenhaare von Drosera rotundifolia erlösche schon bei 10° R., ist wohl kaum zutreffend.

Vorübergehende Wärmestarre trat in Versuchen von Sachs an Mimosa pudica bei 40° C. im Laufe 1 Stunde, bei 45° C. in $^1/_2$ Stunde, bei 49—50° C. in sehr kurzer Zeit ein [4]). Vielleicht ist es ein Erfolg plötzlichen Wechsels, dass Pflanzen, welche bei 40° C. noch reizbar waren, vorübergehend starr wurden, als sie in gewöhnliche Lufttemperatur kamen. Eine gewisse Erhebung des Blattstiels und eine partielle Schliessung der Blättchen erklärt sich als Folge der Verschiebung der Gleichgewichtslage mit höherer Temperatur.

Licht. Diesem Agens gegenüber stellen sich analoge Unterschiede wie hinsichtlich des Wachsens heraus, denn während die Organe gewisser Pflanzen

---

1) Bei Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 271) finden sich einige Beispiele für Erlöschen der Bewegungen bei niederer Temperatur.

2) Sachs, Flora 1863, p. 451. — Die bezüglichen Beobachtungen von Dutrochet sind hier citirt.

3) Bot. Ztg. 1860, p. 247. — Einige weitere Beobachtungen über das Temperaturminimum für andere Pflanzen sind in den im Abschnitt 4 u. 5 citirten Arbeiten von Kabsch, Morren u. A. zu finden. — Ueber autonome Bewegungen vgl. II, § 44.

4) Sachs, l. c., p. 453. — Einige Beobachtungen auch bei Bert, Mémoir. d. l'Académie d. Bordeaux 1866, p. 20.

mit Entziehung des Lichtes dunkelstarr werden, bewahren andere im Dunkeln Bewegungsfähigkeit und Reizbarkeit. Beide gehen nach einiger Zeit in den Bewegungsgelenken im Dunkeln verloren, und das spezifisch differente Lichtbedürfniss gibt sich u. a. darin kund, dass Mimosa pudica schon in einem stark gedämpften Licht starr wird, in welchem Oxalis acetosella bewegungsfähig bleibt [1]. Wie seit Dutrochet [2] bekannt, tritt Dunkelstarre schneller in höherer als in niederer Temperatur an Mimosa pudica ein, und die Reizbarkeit dieser Pflanze pflegt früher als die Nachwirkungsbewegung der Tagesperiode im Dunkeln zu erlöschen. In genügender Temperatur kann übrigens nach 3—4tägigem Aufenthalt im Dunkeln alle Bewegungsfähigkeit ein Ende gefunden haben, kehrt aber bald zurück, wenn die Pflanze dem Licht exponirt wird [3]. Die Biegungsfestigkeit der Gelenke an den eben dunkelstarr gewordenen Pflanzen ergibt noch denselben Werth, welcher sich alsbald nach der Verdunklung herstellte [4]. Die Stellung der dunkelstarren Organe pflegt nicht allzuviel von der üblichen Tagesstellung abzuweichen. Dagegen sind die Staubfäden im Dunkeln entfalteter Blüthen von Cynara scolymus reizbar, ebenso die im Dunkeln entwickelten Ranken (II, § 50), und bei Lichtabschluss erzogene Blüthen von Crocus reagiren normal auf Temperaturschwankungen [5].

Ueber die Wirkung farbigen Lichtes vgl. II, § 33 und Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 67.

Wassergehalt. Bei ungenügender Turgescenz erlischt, wie das Wachsen, auch die Bewegungsfähigkeit, und Mimosa pudica verliert ihre Empfindlichkeit gegen Stösse, ehe äusserlich sichtbar werdendes Welken eintrat [6]. Ausserdem werden aber auch Schwankungen des Wassergehaltes in der Pflanze Bewegungsursachen, indem einmal mit der durch Welken abnehmenden Biegungsfestigkeit eine Senkung der Organe erfolgt und ferner antagonistische Gewebe nicht immer gleich schnell Wasser aufnehmen oder abgeben, und sich ausserdem mit sinkender Turgescenz in ungleichem Grade verkürzen können. Letzteres muss ja immer eintreten, wenn die Dehnbarkeit der antagonistischen Gewebe verschieden ist, und die Ausgleichung von Krümmungen an Ranken in Folge plasmolytischer Aufhebung des Turgors hat uns u. a. mit derartigen Fällen schon bekannt gemacht (vgl. II, § 49). Eine hin- und hergehende Bewegung kommt bei plötzlicher Wasserzufuhr in unvollkommen turgescente Organe häufiger zu Stande, und in der Tulpenblüthe erfolgt z. B. unter diesen Umständen eine oft erhebliche Schliessungsbewegung [7].

Thatsächlich können also durch Schwankungen des Wassergehalts in der Pflanze sowohl Aenderungen der Gleichgewichtslage, als auch hin- und hergehende Bewegungen, und zwar in den durch Wachsthum und in den durch Variation sich bewegenden Organen, hervorgerufen werden. Da nun unter den in der Natur gegebenen Bedingungen der Wassergehalt in Landpflanzen Schwankungen unterworfen ist, so werden auch die geeigneten Objecte derartige hydrometeorische Bewegungen ausführen, die, sofern die klimatischen Bedin-

1) Sachs, Flora 1863, p. 499.
2) Recherches s. l. structure d. animaux et d. végétaux 1824, p. 86.
3) Näheres Sachs, l. c.
4) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 68.
5) Pfeffer, l. c., 1875, p. 64.
6) Sachs, Flora 1863, p. 500.
7) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 137.

gungen in einem gewissen Rhythmus sich wiederholen, periodisch werden und natürlich anderweitige angestrebte Bewegungen unterstützen oder ihnen entgegenarbeiten.

Eine zufriedenstellende Bearbeitung haben diese hydrometeorischen Bewegungen noch nicht gefunden, denn die Versuche von C. Kraus[1]) genügen nicht den an eine exacte Untersuchung zu stellenden Anforderungen. Uebrigens beobachtete dieser Forscher an vielen Blättern und Blüthen Bewegungen, die wenigstens theilweise durch Veränderung des Wassergehaltes in den bezüglichen Organen herbeigeführt wurden, und gleichen Ursprungs sind auch die Bewegungen an gewissen, wenn auch nicht an allen Blüthen, die Linné meteorische nannte. Eine Schliessungsbewegung, die bei Wassermangel häufiger eintritt, kommt auch einer Form von Porliera hygrometrica zu[2]), deren Blättchen sich geschlossen halten, so lange die Pflanze spärlich mit Wasser versorgt ist. Unter gleichen Umständen kommt eine gewisse Zusammenfaltung der Seitenränder der Blätter von Elymus arenarius und einiger anderen Gramineen zu Stande[3]).

Die in diesem Abschnitt behandelten, durch Licht- und Temperaturwechsel erzeugten Bewegungen hängen von dem Wechsel des Wassergehaltes in der Pflanze nicht ab, mit dem allerdings die Bewegungsfähigkeit sich ändert. Die fraglichen Bewegungen dauern deshalb auch im dampfgesättigten Raume und unter Wasser fort, sofern nicht hierdurch die Sauerstoffzufuhr zu sehr eingeschränkt wird. Letzterer Umstand dürfte wohl auch die Ursache sein, dass die Bewegungen von Mimosa pudica und Trifolium incarnatum, zumeist auch die der Blüthen, nach Injection der Intercellularräume mit Wasser erlöschen. In dieser Hinsicht verhalten sich aber nicht alle Organe gleich, da die mit Wasser injicirten Blättchen von Oxalis acetosella und die Staubfäden der Cynareen, sowie die Ranken bewegungsfähig bleiben[4]).

Die Nothwendigkeit des Sauerstoffs ergibt sich aus den in § 74 (Bd. I) erwähnten, namentlich von Dutrochet[5]) und Kabsch[6]) angestellten Versuchen, die beide ihre Beobachtungen im luftverdünnten Raume, Letzterer auch in indifferenten Gasen, anstellten. Es ist auch in § 74 (Bd. I) mitgetheilt, dass sogleich mit der Verdrängung des Sauerstoffs durch Kohlensäure die Reizbarkeit erloschen ist, also nicht ein Zustand präparirt wird, der nach Entziehung des Sauerstoffs eine einmalige Auslösung gestattet. In dieser Hinsicht verhalten sich die bisher untersuchten Pflanzen anders als der thierische Muskel, welcher auch in einem sauerstofffreien Raum durch Reize zum Zucken gebracht werden kann. Die Reizbewegung, welche Kabsch an Mimosa, Staubfäden von Berberis

---

1) Flora 1879, p. 11.

2) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 285 u. 352. Aus dem ungleichen Verhalten verschiedener Formen dieser Art erklären sich auch die widersprechenden Angaben über den Einfluss von Feuchtigkeit auf die Blättchenbewegungen dieser Pflanze.

3) Ch. Darwin, l. c., p. 352; Douval-Jouve, Annal. d. scienc. naturell. 1875, VI sér., Bd. 1, p. 326. — Historisches hinsichtlich dieses Themas ist aus den Angaben in meinen Physiol. Unters., p. 162, u. in Period. Bewegungen, p. 164, zu entnehmen. Ueber hygroskopische Bewegungen vgl. II, § 60.

4) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 75, 98, 188. — Ueber Ranken vgl. II, § 49.

5) Mémoires, Brüssel 1837, p. 186 u. 259.

6) Bot. Ztg. 1862, p 341. — Vgl. auch Sachs, Flora 1863, p. 501.

u. s. w. während der Evacuation oft eintreten sah, ist offenbar nur Folge der Veränderung äusserer Bedingungen, wodurch, wenn der Wechsel schnell genug geschieht, öfters eine Reizbewegung ausgelöst wird[1]). Uebrigens nehmen die starr gewordenen Organe im Allgemeinen eine der normalen Tagstellung ähnliche Lage ein.

Nach den Versuchen von Kabsch muss die Sauerstofftension sehr weit herabgemindert werden, um die Bewegungsfähigkeit aufzuheben. Denn Mimosa pudica war bei einem Luftdruck von 15mm noch etwas reizbar, aber nicht mehr bei 2—3mm Druck, und die Verdünnung musste auf 5 Linien getrieben werden, um die nyctitropischen Bewegungen der Blüthen von Bellis perennis sowie der Blättchen von Oxalis acetosella zu verhüten[2]). Mit gesteigerter Sauerstofftension erlischt endlich, wie das Leben, auch die Bewegungsfähigkeit der Pflanzen (I, § 72). Nach Kabsch (l. c., p. 348) werden die Staubfäden von Berberis schon bei gewöhnlichem Luftdruck in reinem Sauerstoff unempfindlich und getödtet.

Aether, Chloroform. Durch Dämpfe dieser Körper wird, wie schon lange bekannt, die Reizbarkeit von Mimosa pudica, der Staubfäden von Berberis sistirt, und ähnlich scheinen sich auch die anderen durch Stoss reizbaren Pflanzen zu verhalten[3]), wenigstens wurde ein gleicher Erfolg u. a. mit Dionaea muscipula[4]), den Narben von Bignonia, Catalpa[5]) u. a., den Staubgefässen der Cynareen erzielt. Auf die gegen Contact empfindlichen Objecte scheint indess Aether und Chloroform nicht gleichartig zu wirken, denn die Reizbarkeit der Ranken wird nach Darwin[6]) durch Aether nicht aufgehoben, und auf die Drüsenhaare am Blatte von Drosera wirken Aether und Chloroform nicht so sicher, da nur in einem Theil der Versuche Sistirung der Reizbarkeit beobachtet wurde[7]).

Wie schon früher bemerkt, dauern die täglichen Bewegungen von Mimosa pudica fort, während die Reizbarkeit durch Aether oder Chloroform sistirt ist, und überhaupt scheinen nyctitropische und autonome Bewegungen erst merklich afficirt zu werden, wenn durch verstärkte Wirkung jener Körper eine das Leben benachtheiligende Beeinflussung beginnt[8]). Es steht übrigens dieses mit der Erfahrung in Einklang, dass auch durch andere Eingriffe die Empfindlichkeit gegen mechanische Reize früher erlischt als die anderen Bewegungsvorgänge[9]).

Die erste Einwirkung von Chloroform bewirkt zuweilen die Auslösung einer Reizbewegung, und abgesehen hiervon, werden gewisse Stellungsänderungen der empfindlichen Organe durch Chloroformiren herbeigeführt. Bei Mimosa

---

1) Die Ausdehnung der eingeschlossenen Luft bewirkt beim Evacuiren, wenigstens in Blüthen, keine auffallenden Beugungen. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 206.

2) Kabsch, l. c., p. 345 u. 356.

3) Aeltere Lit. bei Göppert, De acidi hydrocyanici vi in plantas commentatio, 1827; Marcet, Biblioth. univers. d. Génève, Archiv 1848, Bd. 60, p. 204.

4) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 275.

5) Heckel, Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 702.

6) Kletternde Pflanzen 1876, p. 138.

7) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 197; Heckel, Compt. rend. 1876, Bd. 82, p. 525.

8) Bert, Mémoires d. l'Académie d. Bordeaux 1866, p. 30, für Mimosa; Heckel, Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 856 u. 985, für Staubgefässe von Ruta; Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 138, für Nutation d. Ranken.

9) Vgl. auch Claude Bernard, Leçons s. l. phénomènes d. l. vie 1878, 1, p. 255.

pudica nimmt, während der primäre Blattstiel in Folge des Einflusses von Chloroform sich ein wenig hebt, die Biegungsfestigkeit in den Gelenken etwas zu[1]).

Aehnlich wie Chloroform wirken auch noch manche andere Körper, auf die hier nicht weiter eingegangen werden kann. Versuche über die Wirkung anderer Körper sind in einigen der citirten Schriften mitgetheilt.

Elektrizität. Offenbar durch mechanische Wirkung veranlassen Inductionsströme verhältnissmässig leicht eine Reizbewegung von Mimosa pudica, Staubfäden der Cynareen, von Berberis u. a. [2]), während sie auf die durch Contact reizbaren Objecte nur bei kräftiger Wirkung einen Einfluss haben, wie Hofmeister[3]) in Versuchen mit Ranken von Passiflora rubra und Bryonia dioica fand. Constante galvanische Ströme scheinen nicht auf die reizbaren Organe zu influiren, und so mögen die beobachteten Effecte überhaupt nur Folge der mechanischen Wirkung sein, durch die, bei hoher Intensität der Inductionsschläge, auch der Tod der Pflanzentheile herbeigeführt werden kann.

Verschiedene Angaben von Kabsch über die Wirkung des mit einem Ruhmkorff'schen Apparat gewonnenen Inductionsstroms bedürfen weiterer Controle und Aufhellung. So die Beobachtung, nach welcher schon ein schwacher Inductionsstrom die unter 22° C. bewegungslosen Seitenblättchen von Hedysarum gyrans wieder in Bewegung setzen soll. Ferner die Mittheilungen über die Wirkung des Stromes auf das Gynostemium von Stylidium adnatum, welches übrigens, wie früher mitgetheilt (II, § 42), nur autonome Bewegungen ausführt.

Abschnitt VI. Oeffnungs- und Schleuderbewegungen.

§ 60. Die Bewegungen, durch welche das Oeffnen von Früchten, Sporangien, Sporenschläuchen, Archegonien, Antheridien u. s. w. vermittelt, sowie das Ausstreuen von Samen, Sporen und anderen Fortpflanzungsorganen erzielt wird, sind allerdings biologisch bedeutungsvoll, doch können die mannigfachen den besagten Zwecken dienstbaren Einrichtungen hier nicht geschildert werden, und müssen wir uns darauf beschränken, die mechanischen Mittel im Allgemeinen anzudeuten. Auch in dieser Hinsicht macht auf Vollständigkeit das Folgende keinen Anspruch, in welchem nur einzelne concrete Fälle als Beispiele herangezogen werden konnten.

Die Oeffnungs- und Schleuderbewegungen kommen allgemein durch Spannungsverhältnisse zu Stande, indem durch plötzliche Ausgleichung von Spannungen die Schnellkraft zum Fortschleudern von Samen, Sporen u. s. w.

---

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 65. — Ueber die erwähnten Stellungsänderungen geben die oben citirten Arbeiten Aufschluss.

2) Kabsch, Bot. Ztg. 1861, p. 358. — Beobachtungen an Cynareenstaubfäden auch bei Cohn, Abhandlg. d. schlesischen Gesellschaft für vaterl. Cultur 1861, Heft 1, p. 21. — Neuere Beobachtungen an Mimosa, Blondeau, Compt. rend. 1867, Bd. 65, p. 304. Aeltere Literatur bei Treviranus, Physiolog. 1838, Bd. 2, p. 710.

3) Pflanzenzelle 1867, p. 313. — Mit negativem Resultat stellte Nitschke (Bot. Ztg. 1860, p. 229) Versuche an Drosera rotundifolia an. Ebenso wirkte in Versuchen Mohl's (Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 70) ein constanter Strom nicht auf Ranken.

gewonnen wird. Die zum Zerreissen und Fortschleudern führenden Spannungen werden nun entweder durch Expansions- und Wachsthumskräfte in lebendigen Geweben ausgebildet oder entstehen erst mit dem Absterben der Organe oder wenigstens einzelner Zellcomplexe. Auf diese Weise wird u. a. das Aufspringen der erst mit dem Trocknen sich öffnenden Früchte herbeigeführt, und zahlreich sind überhaupt die Bewegungen, welche mit dem Absterben und Austrocknen eintreten. Denn verkürzen sich mit Verlust des Turgors einzelne Gewebe relativ stärker, so werden die Spannungsverhältnisse modificirt und eventuell Bewegungen herbeigeführt, die auch durch ferneren Verlust des Imbibitionswassers in todten Geweben zur Geltung kommen können, sei es nun, dass die Ursache in Gewebespannung oder in Schichtenspannung (II, § 7—9) oder in beiden gleichzeitig begründet ist.

Die durch Absterben und hygroskopische Eigenschaften erzielten Bewegungen sind allerdings nicht mehr Aeusserungen der Lebensthätigkeit, jedoch theilweise biologisch bedeutungsvoll und dienen zuweilen, so beim Aufspringen von Früchten, zu demselben Zwecke, der bei anderen Pflanzen durch Spannungen in lebendigen Organen erreicht wird. Auf die Oeffnungsbewegung von solchen Früchten, von Sporangien, Sporenschläuchen u. s. w. folgt übrigens vielfach, und zuweilen sogleich, das Absterben des Behälters, der mit Entleerung des Inhalts seine Function im Dienste des Organismus vollbrachte. Das durch Spannungen in lebendigen Organen und das durch Absterben erzielte Oeffnen und Fortschleudern von Organen führt naturgemäss der Regel nach nur zu einer einmaligen Bewegung, in der die wirkenden Spannkräfte aufgebraucht werden. Dagegen wiederholen sich die hygroskopischen Bewegungen todter Organe mit Entziehung und Zufuhr des Imbibitionswassers, und werden demgemäss periodisch, wenn der Wechsel äusserer Verhältnisse in einem gewissen Rhythmus Modificationen des Imbibitionszustandes herbeiführt.

Die durch Absterben und Hygroskopicität herbeigeführten Bewegungen wurden theilweise schon von de Candolle[1]), namentlich aber von Dutrochet[2]) von den Bewegungen in lebensthätigen Organen unterschieden. Der letztgenannte Forscher erklärte auch in den Grundzügen richtig den Mechanismus der Oeffnungs- und Schleuderbewegungen, deren nähere Kenntniss durch die verschiedenen, weiterhin citirten Arbeiten anderer Forscher gewonnen wurde.

Zur Erläuterung der nach Habitus und Zweck mannigfach verschiedenen Oeffnungs- und Schleuderbewegungen, welche durch Ausgleichung von Gewebe- und Turgorspannung in lebendigen Organen erzielt werden, mögen folgende Beispiele dienen.

Einen Fall, in dem die Ausgleichung der Spannung durch Anhaften und Einklemmen der betreffenden Organe gehemmt wird und mit Ueberwindung der Hemmung eine schnellende Bewegung zu Stande kommt, bieten die Staubgefässe von Parietaria, Urtica und vielleicht aller Urticeen, ferner auch die Staubgefässe von Spinacia, Atriplex und einigen anderen Pflanzen. Die Staubgefässe der Urticeen sind bogenförmig nach Innen gekrümmt, so dass die Anthere mit

1) Pflanzenphysiol. 1833, Bd. 1, p. 13. 2) Mémoires, Brüssel 1837, p. 225 u. 235.

ihrer Vorderseite gegen die Basis des Staubfadens, mit ihrer Hinterseite gegen den Fruchtknoten gepresst ist (wo letzterer fehlt, sind die Antheren gegen einander gepresst). Das Filament strebt aber, vermöge der in ihm bestehenden Spannung, sich gerade zu strecken, und schnellt deshalb, wenn die Hemmung überwunden wird, wie eine zusammengebogene Feder plötzlich in die angestrebte Lage, wobei aus den zugleich sich öffnenden Antheren der Blüthenstaub hinweggeschleudert wird. Die besonders auf Compression der Vorderseite des Staubfadens beruhende Spannung entsteht allmählich während der Ausbildung der Staubgefässe. Die nöthige Hemmung ist durch Einklemmen der bogenförmig gekrümmten Staubgefässe zwischen Perigon und Fruchtknoten erreicht, und durch diese Pressung wird zugleich ein gewisses Anhaften der Anthere an das Filament erzielt, dessen basaler Theil in eine Furche des Staubfadens passt. Vermöge dieses Anhaftens erfolgt die Schnellbewegung nicht sogleich, wenn einzelne Staubgefässe vorsichtig aus der Blüthe entfernt werden, stellt sich aber nach einiger Zeit ein, da dieses Haften allein nicht zu dauernder Hemmung ausreicht[1]. Mit der Zeit wird freilich auch die Hemmung in der intakten Blüthe überwunden, und ohne äussere Veranlassung erfolgt das Hervorschnellen der eine Wolke von Blüthenstaub verbreitenden Staubgefässe. Begreiflicherweise können aber mechanische und verschiedene andere Eingriffe eine vorzeitige Aufhebung der Hemmung erzielen und bewirken, dass gleichzeitig viele Staubgefässe explodiren.

Eine sich freilich wiederholende Schnellbewegung obiger Art bietet, wie früher (II, p. 192) mitgetheilt, das Gynostemium von Stylidium adnatum. Ferner gehört u. a. hierher das Hervorschnellen des Schiffchens der Blüthe von Indigofera[2], dessen angestrebte Bewegung durch die angepressten beiden Flügel der Blüthe gehemmt wird. Ebenso kommt offenbar durch Ausgleichung von Spannungen das mit merklichem Geräusch verknüpfte plötzliche Aufspringen der Blüthen von Stanhopea oculata zu Stande[3].

In anderen Fällen führen die durch Wachsthumsvorgänge gewonnenen Spannungen zu Zerreissungen, wie u. a. in den Früchten von Impatiens noli tangere und Balsamina, Cardamine hirsuta, Cyclanthera-Arten, die endlich von selbst oder bei leichtem Druck sich öffnen und dabei die Samen mehr oder weniger weit wegschleudern. Bei Impatiens rollen sich hierbei bekanntlich die abgelösten Fruchtklappen plötzlich uhrfederartig nach Innen, bei Cardamine hirsuta aber umgekehrt, und nach Aussen schlagen sich auch mit ansehnlicher Kraft und merklichem Geräusch die Fruchtklappen von Cyclanthera.

Bei Momordica elaterium löst sich dagegen zur Zeit der Reife der Fruchtstiel wie ein Stöpsel von dem basalen Theil der Frucht, und zugleich werden aus der entstandenen Oeffnung die Samen mit einer schleimigen Flüssigkeit hervorgespritzt. Bewirkt wird dieses, wie Dutrochet[4] richtig erkannte, durch

---

1) Dieses Anhaften wurde zuerst von Askenasy nachgewiesen. Im Uebrigen war der Mechanismus schon längst richtig gedeutet. Näheres und Literatur ist bei Askenasy nachzusehen (Verhandlg. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg 1879, N. F. Bd. 2, p. 274).

2) De Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd 1, p. 12.

3) Pfitzer, Beobachtungen über Bau u. Entwicklung d. Orchideen 1877, p. 12, Separatabzug aus Verhandlg. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, Bd. 2, Heft 1.

4) Mémoires, Brüssel, 1837, p. 229. Auch Impatiens wurde von diesem Forscher unter-

die elastische Dehnung der Fruchtwandung, die demgemäss während der Entleerung an Umfang abnimmt.

An Momordica schliesst sich an das Hervorschleudern der Sporen bei den ejaculirenden Discomyceten, Pyrenomyceten und Flechten, aus deren asci die Sporen günstigen Falls einige Centimeter weit im Vereine mit einer grösseren oder geringeren Menge des Zellinhalts hervorgeschleudert werden [1]. Die Bewegungskraft wird hier durch die Turgordehnung der elastischen Wandung gewonnen, die mit der Entleerung (übrigens auch durch Plasmolyse) auf $^3/_4$ bis $^2/_3$ ihres bisherigen Umfangs zusammenschnurrt, also wie ein Gummiballon wirkt, aus welchem das gewaltsam eingepresste Wasser beim Einstechen hervorspritzt. Der Ascus öffnet sich an der Spitze entweder mit einem Risse, oder indem sich ein deckelförmiges Stück am Scheitel ablöst, das öfters, doch nicht immer, in seiner Structur von der übrigen Wandung merklich abweicht. Näher zu ermitteln ist noch, in wie weit in gegebenen Fällen verminderte Resistenz der Membran an der Rissstelle oder Zunahme der Turgorspannung die Ursache des Aufreissens wird.

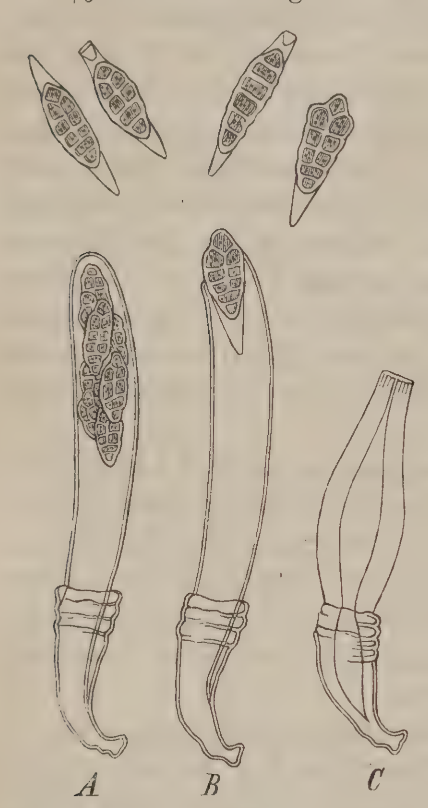


Fig. 32. Sphaeria Scirpi (nach Pringsheim). *A* der noch ungeöffnete Schlauch nach Zerreissung der cuticularisirten äusseren Zellhautschicht. *B*. Die Sporen sind bis auf eine, im Augenblick die Rissstelle verstopfende, ejaculirt. *C* Nach Entleerung aller Sporen.

Von Bedeutung für die Ejaculation ist auch, dass die Sporen in der Spitze des Ascus sich ansammeln, hier durch verschiedene Mittel gehalten und zugleich unter sich verkettet werden [2]. Uebrigens werden nicht in allen Fällen sämmtliche Sporen mit einer Explosion herausgeschleudert, denn bei Sphaeria scirpi fand Pringsheim [3] eine successive Entleerung, indem jedesmal die Rissstelle durch eine sich eindrängende Spore geschlossen wurde, deren Fortschleudern erfolgte, nachdem der Turgor von neuem sich gesteigert hatte (Fig. 32). In diesen und anderweitigen Entleerungen spielt das zuweilen erhebliche Aufquellen der Schlauchwandung eine Rolle mit, indem eben hierdurch das Lumen des Schlauches verengert wird (Fig. 32 C) [4].

Bei manchen Pyrenomyceten reisst zunächst die äusserste cuticularisirte

---

sucht. Weitere Mittheilungen über diese und die anderen genannten Pflanzen bei F. Hildebrand, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 238. Hier ist auch beschrieben, wie die Samen von Oxalis durch Abrollen der äusseren Lagen der Samenschale fortgeschleudert werden.

1) Näheres bei de Bary, Morphologie u. Physiol. d. Pilze u. s. w. 1866, p. 136, woselbst auch die Literatur citirt ist. — Für Flechten vgl. auch Stahl, Beiträge z. Entwicklungsgeschichte d. Flechten 1877, Heft 2, p. 12.

2) Mechanismus der Sporenentleerung bei Ascomyceten u. s. w., Sitzungsb. d. Gesellschaft naturf. Freunde in Berlin 17. Febr. 1880.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1858, Bd. 1, p. 190.

4) Dieses Aufquellen wurde zuvor durch den vom Inhalt gegen die Wandung ausgeübten Druck verhindert, vgl. I, § 11.

Zellhautschicht, und dann streckt sich sehr schnell die Innenwandungsschicht bis auf das Doppelte der bisherigen Länge (Fig. 32) [1]. Nachdem so die Sporenschläuche bis in oder über die Mündung des Peritheciums geführt sind, erfolgt dann die Entleerung der Sporen, und die hiermit sich verkürzenden Asci ziehen sich in das Innere des Peritheciums zurück [2].

Auf ähnliche Weise wie die beschriebene Entleerung der Asci, kommt auch das Fortschleudern des Sporangiums von Pilobolus crystallinus zu Wege, das nach Coemans bis zu 105 cm hoch getrieben werden kann. Das Sporangium sitzt auf einem einzelligen Träger, welcher mit der Ablösung jenes ein Loch erhält, aus welchem die Flüssigkeit hervorschiesst, welche das Sporangium fortschleudert [3]. Aehnlich ist auch die Einrichtung, durch welche die Sporen von Empusa fortgetrieben werden [4].

In wesentlich ähnlicher Weise wie die Entleerung der Asci kommt ferner, so weit die vorliegenden Thatsachen ein Urtheil gestatten, z. B. die Entleerung von Zoosporen, von Spermatozoiden, des Inhalts im Halscanal der Archegonien zu Stande. Uebrigens tritt nicht in allen Fällen ein actives Hervorschleudern ein, das ja z. B. auch bei den Sporen fehlt, die durch Verwesung des Ascus in Freiheit gesetzt werden. Uebrigens soll hier der Mechanismus der Entleerung von Zoosporen, Antheridien u. s. w. nicht weiter discutirt werden [5].

Von den zahlreichen, durch Absterben und Hygroskopicität erzielten Bewegungen, sei hier erinnert an das Oeffnen vieler, erst mit dem Trocknen aufspringenden Früchte [6] und an das Oeffnen vieler Antheren [7], die sich, wie auch die Früchte, mit Wasserzufuhr wieder ganz oder theilweise schliessen. Weiter zählen hierher die an dem Hüllkelch der Blüthenköpfchen von Helichrysum, Carlina u. a. jederzeit herbeiführbaren Bewegungen, die jenen mit Wasser-

---

1) Aus Rissen der Cuticula treten auch die Fäden hervor, welche sich an Drüsenhaaren der Blätter von Dipsacus im Wasser ausbilden. Es scheinen dieselben übrigens Producte einer Zellhautmetamorphose zu sein, durch die ja an Drüsenhaaren Harze, Schleimstoffe u. a. Stoffe gebildet werden, und die eigenthümlichen Bewegungen kommen vielleicht in analoger Weise zu Stande, wie die Bewegungen der sogen. Myelinformen. — Vgl. Cohn, Bot. Ztg. 1878, p. 122; Fr. Darwin, Journal of microscop. science 1877, Bd. 17, p. 245, u. 1878, Bd. 18, p. 73.

2) Uebrigens werden nicht aus allen Perithecien die Sporen auf diesem Wege geschafft. Vgl. de Bary und Zopf, l. c.

3) Näheres u. Lit. bei de Bary, l. c., p. 145. Von jüngeren Arbeiten vgl. van Tieghem, Bullet. d. l. soc. bot. de France 1875, p. 274.

4) Brefeld, Unters. über die Entwicklung d. Empusa muscae u. radicans 1871, p. 24 u. 32.

5) Einiges findet sich bei de Bary, l. c. Ausserdem sind Beobachtungen in verschiedenen Schriften über Algen, Farnkräuter u. s. w. mitgetheilt. Vgl. u. a. Strasburger, Wirkung des Lichtes u. der Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 14; Walz, Bot. Ztg. 1874, p. 689. — Cornu's Erörterungen (Compt. rend. 1877, Bd. 85, p. 860) erhellen den Mechanismus der Entleerung nicht weiter. Bei dieser spielt allerdings das Protoplasma jedenfalls eine Rolle, schon weil der Turgor von ihm abhängt und durch die Lebensthätigkeit die Zellwand diejenigen Aenderungen erfährt, welche zu deren Zerreissung führen. Man begreift deshalb auch, warum mit Abschluss des Sauerstoffs die Entleerung von Zoosporen und Antheridien unterbleibt.

6) Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 236; Hildebrand, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 245; Steinbrinck, Unters. über die anatom. Ursachen d. Aufspringens d. Früchte, Bonn 1873 (Dissertation).

7) Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 62; Chatin, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 644.

entziehung zum Oeffnen, mit Vermehrung der Imbibition zum Schliessen bringen[1]. Auch sind solche hygroskopische Bewegungen auffallend an dem Haarschopf mancher Früchte und Samen, an der bekannten Rose von Jericho (Anastatica hierochuntica)[2], an Blättern und Peristomen vieler Laubmoose, ebenso an den sehr hygroskopischen Schleudern der Sporen von Equisetum.

Drehende Bewegungen führen mit dem Absterben und in Folge von Imbibitionsänderungen u. a. aus die Seten der Früchte von Funaria und manchen andern Moosen[3], die Fäden von Erineum[4], die Hyphen von Peronospora[5], bei denen durch diese Bewegungen die Sporen bei Seite geschleudert werden. Ferner kommen Torsionen an den Grannen gewisser Gräser[6], an den Carpellfortsätzen von Erodium[7] zu Wege, die bei dieser Pflanze, sowie bei Stipa u. a., bei dem Einbohren der Früchte in den Boden von Bedeutung sind[8].

Auch das Fortschleudern der Sporangien von Sphaerobolus stellatus dürfte wohl durch Spannungen bewirkt werden, welche mit dem Absterben der bezüglichen Gewebe sich ausbilden[9].

Aeussere Verhältnisse influiren natürlich mehr oder weniger auf Ausbildung und Auslösung der Spannungen. So wird begreiflicherweise eine endlich von selbst erfolgende Bewegung durch Stoss, Erschütterung, überhaupt durch Eingriffe, welche Spannungsmodificationen erzielen, vorzeitig veranlasst werden.

Zufuhr oder Entziehung von Wasser hat selbstverständlich in den auf Turgescenz und in den auf hyproskopischen Eigenschaften beruhenden Bewegungen eine verschiedene Bedeutung. Denn während Wasserzufuhr die Spannungen in turgescenten Geweben steigert, können die Spannungen mit dem Wasserverlust zunehmen, wenn Oeffnungs- und Schleuderbewegungen durch hygroskopische Eigenschaften bedingt sind. Uebrigens begünstigt ein leichtes Abtrocknen auch aus noch nicht näher ermittelten Gründen die Ejaculation von Sporen aus Schläuchen[10].

Die Temperatur beeinflusst natürlich auch und zwar insbesondere die von vitalen Vorgängen abhängigen Bewegungen, da ja die Turgescenz bei allzu niederer Temperatur abnimmt. Indess werden nach Beobachtungen von Kjellman[11], G. Kraus[12], Dodel[13] die Zoosporen mancher Algen noch bei Null oder selbst etwas unter Null entleert, doch bemerkte auch schon Thuret den hemmenden Einfluss höherer, offenbar das Optimum überschreitender Temperaturgrade. Uebrigens scheint auch der Act der Temperaturerhöhung einen Einfluss ausüben zu können, wenigstens beobachtete Dodel Frühgeburten von Schwärmern, als er eingefrorene Fäden von Oedogonium aufthaute.

Beleuchtung scheint im Allgemeinen das Fortschleudern von Sporangien und Sporen, sowie die Entleerung von Zoosporen zu begünstigen. So werden die Sporangien von Pilobolus crystallinus am Licht früher als im Dunkeln abgeworfen, und Beleuchtung von Dunkelculturen verursacht sehr schnell das Fortschleudern der Sporangien[14], und zwar sind

---

1) Dutrochet, l. c.; Detmer, Journal f. Landwirthschaft 1879, Bd. 27, p. 111.
2) De Candolle, Pflanzenphysiol., Bd. 2, p. 246.
3) Wichura, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 198.
4) Cramer in Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 3, p. 28.
5) De Bary, l. c., p. 137.
6) Wichura, Flora 1852, p. 52.
7) Hanstein, Bot. Ztg. 1869, p. 526.
8) Vgl. Hanstein, l. c., u. Fr. Darwin, Transact. of the Linnean Soc. of London 1876, II ser., Bd. 1, p. 149.
9) Pitra, Bot. Ztg. 1870, p. 701.
10) De Bary, Morphologie u. Physiol. d. Pilze u. s. w. 1866, p. 142.
11) Bot. Ztg. 1875, p. 771.
12) Ebenda 1875, p. 774.
13) Ebenda 1876, p. 178. — Vgl. auch die Angaben bei Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 14.
14) Nach Coemans und nach Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 290.

nach G. Kraus[1] die stärker brechbaren Strahlen die wirksamsten. Auch wird nach Coemans[2] die Ejaculation der Sporen von Ascobolus furfuraceus durch Licht beschleunigt. Nach den Beobachtungen von A. Braun[3], Thuret[4], Strasburger[5] wird die Entleerung der Schwärmsporen verschiedener Algen durch Beleuchtung begünstigt und z. Th. am Licht vollständiger als im Dunkeln ausgeführt. Doch ist bisher kein Fall bekannt, dass die Entleerung im Dunkeln überhaupt unterbleibt, und bei manchen Algen scheint die Beleuchtung nur geringen Einfluss zu haben[6].

Kapitel VII.

Richtungsbewegungen.

§ 61. Die Glieder einer Pflanze nehmen naturgemäss eine den obwaltenden Verhältnissen entsprechende Gleichgewichtslage an, nach der sie zurückstreben, wenn sie gewaltsam in andere Stellungen gebracht werden, und so lange Bewegungsfähigkeit gegeben ist, pflegt auch die alte Gleichgewichtslage, nöthigenfalls mit Hülfe von Torsion oder Winden, erreicht zu werden. Durch diese Richtungsbewegungen wird also eine Pflanze oder ein Pflanzenglied in eine fixe Gleichgewichtslage geführt, um die es aber schwingende Bewegungen (autonome Oscillationen, nyctitropische Bewegungen u. s. w.) ausführen kann, auf welche in diesem Kapitel keine besondere Rücksicht genommen wird. Mit den Richtungsbewegungen lernen wir zugleich die Ursachen kennen, durch welche den Gliedern einer Pflanze die bekanntlich sehr verschiedene räumliche Orientirung aufgedrängt wird.

Die Achsenrichtung der Organe ergibt sich im Allgemeinen als Resultante aus verschiedenen Factoren, die entweder autonomen Ursprungs sind oder durch äussere Agentien veranlasst werden. Die spezifischen Eigenschaften, so auch die spezifische Reactionsfähigkeit der Organe bringt es natürlich mit sich, dass in dem einen Falle ein Factor wesentlich maassgebend ist, dem in einem andern Falle keine oder nur eine zurücktretende Bedeutung in den Richtungsbewegungen zukommt.

Als äussere Ursachen von Richtungsbewegungen spielen besonders häufig Licht und Schwerkraft eine Rolle, ferner können mechanische Zug- und Druckkräfte, Contactreize, Feuchtigkeit, Temperaturverhältnisse, vom Substrat ausgehende richtende Wirkungen und zwar zuweilen bedeutungsvoll eingreifen.

---

1) Bot. Ztg. 1876, p. 507. 2) Vgl. de Bary, l. c., p. 142.
3) Verjüngung 1851, p. 237.
4) Annal. d. scienc. naturell. 1850, III sér., Bd. 14, p. 247. 5) L. c., p. 15.
6) Vgl. Walz, Bot. Ztg. 1868, p. 497; Dodel-Port, ebenda 1876, p. 177; Rostafinski u. Woronin, ebenda 1877, p. 667.

Die Reactionsfähigkeit wird natürlich durch die spezifischen inneren Qualitäten bestimmt, vermöge derer auch Sprossungen eine gewisse Neigung gegen das mütterliche Organ anzunehmen streben. So bilden Seitenäste, Seitenwurzeln, Blätter, Haare u. s. w. einen bestimmten Eigenwinkel mit den Tragachsen, der übrigens nur dann ungetrübt hervortritt, wenn andere Factoren nicht richtend eingreifen, in welchem Falle sich eben eine resultirende Stellung der Organe ergibt. Die Eigenrichtung ist aber ein mitwirkender, unter Umständen wesentlich entscheidender Factor, und ein Erfolg der Eigenrichtung ist es auch, dass, bei Ausschluss anderer richtender Ursachen, Stengel und Wurzel geradlinig fortwachsen, und mehr oder weniger genau Hauptwurzel und Hauptachse der Keimpflanze einen Winkel von 180° miteinander bilden.

Der Eigenwinkel kann, wie andere Qualitäten des Organismus, mit den Entwicklungsstadien sich ändern und den mit diesen verbundenen Stellungsänderungen entspringen autonome Bewegungen, welche die Gleichgewichtslage der Organe modificiren (II, § 42, 43). Mit der Entwicklung schwankt auch die Receptivität der Organe, die demgemäss, trotz Constanz äusserer Verhältnisse, inducirte (paratonische) Receptionsbewegungen ausführen. Beispiele für die mit der Entwicklung veränderliche Reactionsfähigkeit sind in den vorigen Kapiteln und in den folgenden Paragraphen mehrfach angeführt, und es genüge hier darauf hinzuweisen, dass nicht wenige anfänglich horizontal wachsende Rhizome weiterhin in durch geotropische Krümmung sich vertical erhebende Laubsprosse übergehen, dass zuweilen der anfänglich positive Heliotropismus von Organen fernerhin einem negativen Heliotropismus Platz macht.

Die äusseren Agentien kommen für die Richtungsbewegungen, wie überhaupt für die Bewegungs- und Wachsthumsvorgänge, in mehrfacher Hinsicht in Betracht. In § 27 und im Kap. VI (Bd. II) ist schon hervorgehoben, dass eine gewisse Temperatur, ein genügender Wassergehalt, überhaupt ein richtiges Ausmaass einer Anzahl Factoren, zuweilen auch des Lichts, Bedingungen für Herstellung und Unterhaltung des reactionsfähigen Zustandes ist, ebenso wurde auch schon bemerkt, dass die Richtung der Bewegung entweder durch die Angriffsrichtung des äusseren Agens bestimmt oder hiervon unabhängig ist, und es überhaupt eines einseitigen Angriffs zur Erzielung von Bewegung nicht immer bedarf. Bekanntlich sind Geotropismus, resp. Heliotropismus von der Angriffsrichtung der Schwerkraft, resp. des Lichts abhängige Bewegungen, ebenso die durch Contactreiz und hygrometrische Differenz erzielten Krümmungen von Wurzeln.

Beleuchtung kann ferner die Ursache von Richtungsbewegungen werden, indem Organe im Dunkeln eine andere fixe Gleichgewichtslage als im Licht, bei übrigens allseitig gleichmässiger Beleuchtung, annehmen. Wenn nun mit steigender Beleuchtung die fixe Gleichgewichtslage sich ändert, und einseitiger Lichteinfall zugleich heliotropische Krümmung erzeugt, werden also gleichzeitig zwei Bewegungen durch dasselbe äussere Agens hervorgerufen[1]. Das ist u. a. auch der Fall bei gesteigerter Centrifugalkraft, die analog wie die Schwerkraft auf die Pflanze wirkt. Denn einmal wird mit dem Gewicht der Pflanzen-

1) Vgl. II, § 58 u. 59. Auch mit der Temperatur (§ 59) kann sich u. a. die Gleichgewichtslage ändern.

theile das mechanisch wirksame statische Moment vermehrt, und zugleich nimmt mit der auslösenden Wirkung, übrigens in einem unbekannten Verhältniss, die geotropische Krümmungskraft zu. Analog wird auch ein Druck gegen eine Wurzelspitze gleichzeitig als auslösendes Agens und mechanisch wirksam sein, und die auf letztere Weise erzielte Krümmung kann natürlich mit steigendem Drucke erhebliche Werthe erreichen.

Wirkt ein äusseres Agens gleichzeitig in doppeltem Sinne, so ist der Antheil, welcher den besonderen Bewegungsursachen in dem sichtbar werdenden Erfolge zufällt, keineswegs immer leicht zu bestimmen, und in den bisherigen Untersuchungen häufig nicht oder nur mangelhaft auseinandergehalten worden. Das gilt auch hinsichtlich des Lichtes, dessen zweifache oben angedeutete Wirkung für die Richtungsbewegungen dorsiventraler Organe häufiger in Betracht kommt. Indem wir nun, dem üblichen Sprachgebrauch folgend, als Heliotropismus die durch einseitigen Lichtangriff erzeugten und in ihrer Richtung hiervon abhängigen Bewegungen bezeichnen, sollen die durch sinkende oder fallende, übrigens allseitig gleichmässige Beleuchtung erzeugten Bewegungen photonastische genannt werden. Diese Bewegungen sind eine Folge der mit der Helligkeit veränderlichen relativen Wachsthumsthätigkeit der antagonistischen Gewebe, also besondere Fälle von Epinastie oder Hyponastie [1]), wie im Näheren nöthigenfalls durch Photoepinastie [2]) und Photohyponastie bezeichnet werden kann.

Bei gleichzeitiger Wirkung zweier oder einiger Factoren ergeben sich resultirende Bewegungen. Hierbei ist aber, wie im § 27 (Bd. II) erörtert wurde, zu beachten, dass mit den innern Dispositionen die Reactionsfähigkeit modificirt sein kann, und wie z. B. das Ausmaass von Wärme und Wasservorrath auf die Ausgiebigkeit von Krümmungen Einfluss hat, mag u. a. der durch einseitige Wirkung des Lichtes erzielte Zustand die Reactionsfähigkeit gegen Schwerkraft oder andere Agentien in etwas verändern, und eine solche durch einen äusseren Eingriff veranlasste Variation der Reactionsfähigkeit ist es ja auch, wenn nach Decapitiren des Hauptstamms dieser durch einen sich stärker geotropisch krümmenden Seitenast ersetzt wird (II, § 38). Immerhin ist es erlaubt, von resultirenden Bewegungen zu sprechen, wenn auch z. B. beim Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus Licht nicht mechanische Krümmungsbestrebungen von derselben Intensität veranlassen sollte, wie es bei Ausschluss der geotropischen Wirkung der Fall sein würde. Wir lassen hierbei die Fälle ausser Acht, in denen Dorsiventralität durch äussere Einflüsse inducirt und demgemäss die Reactionsfähigkeit beeinflusst wird. Uebrigens ist aus Bd. II, § 39 zu ersehen, dass es sich bei der Induction um nur vorübergehende oder um inhärente Vorgänge und Zustände handelt [3]).

Pflanzenglieder, die sich unter normalen Verhältnissen vertical stellen, nennen wir mit Sachs [4]) orthotrop, die in einem rechten, spitzen oder stumpfen Winkel gegen die Lothlinie geneigten Organe plagiotrop. Letztere sind natürlich zahlreicher, da, wenn die Hauptachse orthotrop ist, die seitlichen Aus-

---

1) Vgl. über Epinastie und Hyponastie II, p. 194.

2) Wir haben hierbei die mit steigender Beleuchtung eintretenden Erfolge im Auge.

3) Dahin gehört auch die andere Reactionsfähigkeit der bei Lichtmangel erwachsenen Thallome von Marchantia u. s. w.

4) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 227.

zweigungen zumeist plagiotrop sind[1]. Der Geotropismus ist die hauptsächlichste Ursache der Verticalstellung orthotroper Stengel, Wurzeln und anderer Pflanzentheile, deren Gleichgewichtslage gegenüber der Schwere also dann erreicht ist, wenn die Hauptachse (Längsachse) lothrecht gerichtet ist. In dieser Stellung befinden sich die orthotropen Glieder auch im Gleichgewicht gegen eine allseitig gleichmässige Beleuchtung, während bei einseitigem Lichteinfall positiv oder negativ heliotropische Krümmungen erfolgen, die bestrebt sind, die Organe parallel der Lichtrichtung, also so zu stellen, dass wieder alle Flanken gleich stark beleuchtet werden[2].

Während die dorsiventralen Organe zumeist plagiotrop sind, pflegen orthotrope Glieder radiär gebaut zu sein, doch gibt es auch radiäre Organe, die sich plagiotrop verhalten. So wachsen die rädiären Rhizome von Heleocharis palustris, ebenso von Sparganium ramosum und Scirpus maritimus horizontal, und kehren schief gestellt durch geotropische Krümmung in diese Lage auch dann zurück, wenn das Rhizom zugleich 180 Grad um die Längsachse gedreht, also die bisher zenithwärts schauende Flanke erdwärts gewandt wird[3]. Ferner bilden die gleichfalls radiär gebauten Seitenwurzeln mit der orthotropen Hauptwurzel einen spitzen, erdwärts geöffneten Winkel (Grenzwinkel)[4], und krümmen sich, nachdem durch Umkehrung die Spitze der Hauptwurzel zenithwärts gewandt ist, so lange geotropisch, bis sie mit dem Lothe den gleichen spitzen Winkel bilden[5]. Auch andere radiär gebaute und in der Natur horizontal wachsende Pflanzentheile werden theilweise im Wesentlichen durch ihre spezifischen geotropischen oder heliotropischen Eigenschaften in ihrer plagiotropen Lage gehalten[6].

Während die plagiotropen radiären Organe denselben Grenzwinkel mit der Verticalen erreichen, gleichviel welche Flanke zenithwärts gewandt wird, ist die Gleichgewichtslage dorsiventraler Pflanzentheile an eine bestimmte Orientirung von Ober- und Unterseite gekettet, und wenn die Organe so gedreht werden, dass, ohne Veränderung des Grenzwinkels, die morphologische Unterseite nach Oben zu liegen kommt, beginnt eine Krümmungsbewegung, die gewöhnlich dahin strebt, die frühere Orientirung von Ober- und Unterseite wieder zu gewinnen. Diese Richtungsbewegungen, ebenso die plagiotrope Stellung dorsiventraler Organe, finden in der physiologischen Ungleichwerthigkeit von

---

1) Bekanntlich kann auch die primäre Achse, so an Rhizomen, plagiotrop sein, während Seitenachsen sich orthotrop verhalten.

2) Ich gehe hier nicht auf andere äussere Ursachen von Richtungsbewegungen ein. Beiläufig sei nur bemerkt, dass gelegentlich gegen Schwerkraft und Licht nicht reagirende Glieder vertikal werden können, wenn die Achsen, denen sie entspringen, entsprechend gegen das Loth geneigt sind. So ist es z. B. mit Haaren, die mit ihrem Ursprungsort (Blattfläche u. s. w.) einen bestimmten Winkel bilden.

3) Elfving, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 3, p. 489.

4) Wir bezeichnen als Grenzwinkel mit Sachs die Stellung, welche unter Mitwirkung äusserer Verhältnisse Organe mit der orthotropen Richtungslinie machen. Unter Eigenwinkel verstehen wir dagegen den Winkel, unter welchem die Sprossungen eines Organs sich gegen die Mutterachse stellen, wenn ausschliesslich innere Ursachen richtend wirken.

5) Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1874, Bd. 1, p. 605 u. 621.

6) Ueber das Rhizom von Adoxa vgl. Göbel, Bot. Ztg. 1880, p. 790. Kritische Untersuchungen über andere Objecte fehlen.

Ober- und Unterseite ihre Erklärung. In den folgenden Erläuterungen dieses Gegenstandes wollen wir der Einfachheit wegen zunächst annehmen, dass allein geotropische Krümmungen in Betracht kommen, und die Mitwirkung anderer influirender äusserer Agentien ausgeschlossen sei.

Ein orthotroper aufrechter Stengel kehrt, nach welcher Seite hin er auch geneigt wird, in die verticale Lage zurück, weil mit der Neigung gegen die Lothlinie, vermöge der negativ geotropischen Eigenschaften, das Wachsthum der erdwärts gerichteten Flanke gehemmt wird, bei verticaler Stellung aber die antagonistischen Hälften gleich schnell wachsen. Theilt man nun einen solchen orthotropen Stengel durch einen medianen Längsschnitt in zwei gleiche Hälften, so ist jede dieser ein dorsiventrales Gebilde, an dem die der Schnittfläche anstossenden Zonen aus inneren Ursachen schneller zu wachsen bestrebt sind, wie die im unverletzten Stengel positive Spannung dieser Gewebe anzeigt. Vermöge dieser krümmt sich die Längshälfte nach Aussen, und durch das relativ geförderte Wachsthum des Innengewebes (das jetzt die Schnittfläche einnimmt) schreitet die also epinastische Krümmung noch weiter fort, vermag indess das Object (genügenden Geotropismus vorausgesetzt) nicht über einen Grenzwinkel hinaus plagiotrop zu stellen. Denn mit der Ablenkung von der Verticalen nimmt die geotropische Wirkung zu, durch die das Wachsthum der Unterseite (hier der Aussenseite des Stengels) relativ gefördert, das Wachsthum der Oberseite gehemmt wird, und der Grenzwinkel bezeichnet eben die Stellung, in welcher die entgegengesetzt wirkende epinastische und geotropische Wachsthumsdifferenz sich das Gleichgewicht halten.

Es bedarf keiner weiteren Erörterungen, dass aus analogen Gründen eine bestimmte plagiotrope Stellung dann erreicht wird, wenn nicht die innern, sondern die peripherischen Gewebe des Stengels positiv gespannt und stärker wachsthumsfähig sind, oder wenn ein negativ geotropisches Organ zu dem Experimente gewählt wird. Entsprechend verhalten sich nun auch geotropische dorsiventrale Blätter, Thallome u. s. w., deren Ober- und Unterseite aus innern Ursachen ungleich schnell zu wachsen bestrebt sind.

Mit Eliminirung der geotropischen Wirkung schreitet natürlich die Krümmung weiter fort, und wenn das Organ dennoch nur bis zu einem gewissen Grade eingekrümmt wird, so hat dieses seinen Grund darin, dass die Spannungen und überhaupt die Wechselwirkungen zwischen den antagonistischen Geweben der fernern Einkrümmung eine Grenze setzen. Nach Erreichung dieser Gleichgewichtslage der auslösenden Wirkung der Schwerkraft unterworfen, wird das Organ sich gleichsinnig geotropisch, also z. B. immer positiv geotropisch sich bewegen, gleichviel ob die Ober- oder Unterseite erdwärts gewandt ist, und, sofern die Wachsthumsfähigkeit ausreicht, sich so lange krümmen, bis die frühere Orientirung von Ober- und Unterseite, also auch der frühere Grenzwinkel erreicht ist. Unter Erwägung dieser Verhältnisse versteht man leicht das Verhalten dorsiventraler und geotropischer Organe nach der Umkehrung. Jetzt, nachdem die bisherige Oberseite erdwärts gewandt ist, wirken Epinastie und Geotropismus gleichsinnig, und durch das so geförderte Wachsthum der Oberseite krümmt sich ein positiv geotropisches Organ so lange weiter, bis endlich die noch fortwachsenden Theile den frühern Grenzwinkel erreichen. So kann man es u. a. an manchen Blättern verfolgen, die, umgekehrt und horizontal gelegt, endlich auf-

wärts zurückgeschlagen sind. Es lässt sich der Erfolg leicht an einem Papierstreif klar machen, den man auf einen Tisch legt, an einem Ende festhält, mit dem andern Ende aber aufwärts und dann rückwärts so weit bewegt, dass die zuvor der Tischplatte aufliegende Fläche nunmehr nach dem Zenith gewandt ist.

Bei gegebener Wachsthumsdifferenz von Ober- und Unterseite kommt eine plagiotrope Stellung auch dann zu Wege, wenn beide Seiten gleichsinnig und gleich stark geotropisch empfindlich sind. Doch hat natürlich ungleiche Reactionsfähigkeit einen Einfluss auf die Richtung des Pflanzengliedes, und wenn z. B. die Unterseite eines Organs allein negativ geotropisch empfindlich ist, wird dasselbe nicht so weit der Verticalen genähert werden, als es der Fall sein würde, wenn unter sonst gleichen Bedingungen auch die Oberseite gleichsinnig reagirt. Denn im ersten Falle wirkt in dem horizontal gelegten Pflanzentheil nur die geotropische Wachsthumsbeschleunigung der Unterseite der Epinastie entgegen, während bei gleichsinniger Empfindlichkeit der Oberseite die gleichzeitige Wachsthumshemmung in dieser die Erhebung befördert[1].

Es ist nun freilich sehr wahrscheinlich, dass Ober- und Unterseite dorsiventraler Organe der Regel nach nicht gleich geotropisch empfindlich sind, doch ist ein unbedingt zwingender Beweis hierfür nicht daraus abzuleiten, dass die ungleiche autonome Wachsthumsfähigkeit die beiden Seiten als in dieser Hinsicht qualitativ verschieden kennzeichnet. Den bisher vorliegenden Untersuchungen aber sind wirklich entscheidende Argumente hinsichtlich obiger Frage nicht zu entnehmen. Dass solche nicht schlechthin aus den nach dem Umkehren erzielten Krümmungen abzuleiten sind, ist leicht aus dem vorhin über diesen Punkt Gesagten zu ersehen, übrigens würden sehr wohl Experimente ausführbar sein, die Aufschluss geben könnten. Durch Versuche muss auch erst entschieden werden, ob es dorsiventrale Organe gibt; an denen die eine Seite aus positiv, die andere Seite aus negativ geotropischen Elementen zusammengesetzt ist. Eine solche Verkettung ist natürlich ebensowohl denkbar, wie die Vereinigung positiv und negativ geotropischer Glieder, die an derselben und selbst an einer einzelligen Pflanze häufig getroffen wird.

Die mit Rücksicht auf Geotropismus erörterten allgemeinen Gesichtspunkte gelten auch für andere Fälle, in denen ein äusseres Agens eine von der Angriffsrichtung abhängige Bewegung auslöst. Ausserdem kann Beleuchtung an dorsiventralen Organen auch photonastische Bewegungen erzielen, die also gleichzeitig mit heliotropischen Bewegungen veranlasst werden, wenn z. B. eine zuvor dunkel gehaltene Pflanze hinter einem Fenster aufgestellt, überhaupt wenn zugleich die Helligkeit gesteigert und durch einseitige Beleuchtung Heliotropismus ausgelöst wird.

Thatsächlich dürften in dorsiventralen Organen, deren plagiotrope Richtung auch von der Empfindlichkeit gegen Licht abhängig ist, Heliotropismus und Photonastie zumeist, vermuthlich aber in einem spezifisch ungleichen Grade zusammenwirken. Tiefere Einsicht gestatten die bisherigen Erfahrungen noch nicht, indess reichen sie aus, um zu zeigen, dass z. B. der Thallus von Marchantia, die Prothallien der Farne, viele Blätter u. s. w. heliotropisch empfindlich sind,

---

1) Auch muss ohne autonome Epinastie solche ungleiche Reactionsfähigkeit Plagiotropismus verursachen können.

jedoch auch Photonastie und augenscheinlich öfters in hervorragender Weise mitwirkt, um die Fläche plagiotroper Organe in einen für Beleuchtung günstigen Winkel gegen das einfallende Licht zu stellen. Die empirischen Thatsachen können erst weiterhin mitgetheilt werden, hier aber ist es am Platz, allgemeine Folgerungen zu entwickeln, die für die richtige Auffassung der fixen Lichtlage von Bedeutung sind.

In einer zugleich photonastisch und heliotropisch empfindlichen Pflanze erzeugt einseitige und zugleich allseitige Beleuchtungssteigerung natürlich eine resultirende Bewegung, und wenn die Photoepinastie überwiegt, wird trotz positiv heliotropischer Krümmung eine gegen das Licht convexe Krümmung erfolgen können. Trotz der von der Lichtquelle hinwegzielenden Bewegung sind aber dann die Objecte nicht negativ heliotropisch, wenn wir Heliotropismus, wie üblich, nur die von einseitiger Beleuchtung abhängigen Bewegungen nennen. Ob etwa im Thallus von Marchantia, in Farnprothallien u. s. w. ein solches Verhältniss besteht, muss erst durch fernere Untersuchungen endgültig entschieden werden. Unmöglich ist ein solches Verhalten nicht, und der bei schwacher einseitiger Beleuchtung der Oberseite positive Heliotropismus könnte zu dessen Gunsten sprechen, denn ein Ueberwiegen der photonastischen Krümmung mit steigender, wenn auch einseitiger Beleuchtung wäre wohl verständlich.

Auch ist noch zu ermitteln, ob und in wie weit die thatsächlich photonastisch ungleich empfindliche Ober- und Unterseite dorsiventraler Organe auch in verschiedenem Grade heliotropisch ist, oder ob etwa in gegebenen Fällen die eine Seite positiv, die andere negativ heliotropisch reagirt. Letzteres negiren, aber fordern auch die bisherigen Erfahrungen nicht, die eben nur eine von der Lichtquelle hinwegzielende Bewegung constatiren. Gesetzt nun, es sei ein Object beiderseitig positiv heliotropisch, so arbeiten sich Photoepinastie und Heliotropismus entgegen, wenn letzterer die Oberseite concav zu machen strebt, während beide gleichsinnig wirken, wenn die Unterseite relativ stärker beleuchtet wird. In diesem Falle erfolgt nun thatsächlich in vielen Blättern und Thallomen eine starke, positiv heliotropische Krümmung, die häufig zu Wege bringt, dass die Oberseite wieder nach der Lichtquelle hingewandt wird. Hieraus kann aber, wie aus dem eben und schon gelegentlich des Geotropismus über den Antagonismus entgegengesetzter Krümmungsbestrebungen Gesagten zu folgern ist, auf bevorzugte heliotropische Empfindlichkeit der Unterseite nicht ohne Weiteres mit unzweifelhafter Gewissheit geschlossen werden. In dieser Frage aber würden u. a. Versuche endgültig entscheiden können, in denen die mit Ausschluss heliotropischer Wirkungen in ihrer Gleichgewichtslage eingestellten Organe ohne merkliche Veränderung des photonastischen Zustandes auf den Heliotropismus von Ober- und Unterseite geprüft würden.

Eine ungleiche Wachsthums- und Reactionsfähigkeit antagonistischer Flanken ist nicht die Ursache der plagiotropen Stellung radiär gebauter Organe, die ja trotz dieses Baues, gleichviel welche Flanke die Oberseite einnimmt, bei einer gegen die Verticale schiefen oder rechtwinkligen Stellung ihre Gleichgewichtslage finden. Wir tragen also nur diesem Endziel Rechnung, wenn wir diesen Pflanzentheilen Transversalheliotropismus oder Diaheliotropismus, resp. Transversalgeotropismus oder Diageotropismus zuschreiben, denn ohne eine

bestimmte Erklärung der innern Ursachen vorauszusetzen, sind auch nur die Richtungsverhältnisse für die Bezeichnungen maassgebend, nach welchen die nach der Lichtquelle oder dem Erdcentrum hin sich krümmenden Organe positiv heliotropisch oder positiv geotropisch (nach Ch. Darwin schlechthin heliotropisch und geotropisch), die in entgegengesetzter Richtung sich bewegenden negativ heliotropisch oder negativ geotropisch (nach Darwin apheliotropisch oder apogeotropisch genannt werden[1]). Bei der derzeitigen Sachlage scheint es vortheilhaft, überhaupt in allen den Fällen von Transversalheliotropismus oder Transversalgeotropismus zu reden, in denen, bei Ausschluss anderer äusserer oder vom Gewicht der Pflanzentheile abhängiger Factoren, also vermöge der von Organisation und Reactionsfähigkeit abhängigen Eigenschaften, eine plagiotrope Stellung als Gleichgewichtslage gegenüber einseitigem Angriff von Licht oder Schwerkraft erreicht wird.

Sollte auch mit weiter gehender Einsicht in die inneren Ursachen die Gesammtheit der geotropischen Erscheinungen unter einheitlichen Gesichtspunkt gebracht werden, so kann deshalb dennoch die nur auf das äusserliche, sichtbar werdende Resultat basirte Unterscheidung des Transversalgeotropismus (für Heliotropismus gilt dasselbe) gerechtfertigt sein, wie wir ja positiven und negativen Geotropismus auch dann noch unterscheiden dürfen, wenn dieselben etwa als Resultanten aus qualitativ gleichartigen Vorgängen innerhalb der Zellen erkannt werden sollten. Uebrigens kann durchaus nicht behauptet werden, dass die einzelne geotropische Zelle parallel der Lothlinie sich stellen muss, und eine Reihe von Thatsachen lässt vermuthen, dass die empirische Forschung auch einzellige Pflanzen und Pflanzenglieder näher kennen lernen wird, die mit Bezug auf die Richtung der Hauptachse diageotropisch sind. Es ist deshalb auch nicht durchaus nothwendig, dass ein diageotropisches (oder diaheliotropisches) Organ aus positiv und negativ geotropischen Elementen componirt sein muss, aus deren entgegengesetzten Krümmungsbestrebungen die plagiotrope Stellung als Resultante sich ergiebt, doch ist eine solche Zusammensetzung aus verschieden reagirenden Elementen allerdings in diesen wie in anderen Fällen als Möglichkeit ins Auge zu fassen.

Eine Vereinigung positiv und negativ geotropischer Elemente könnte aber auch in einem bisher nicht direct berührten Sinne ein plagiotropes und dorsiventrales Object bilden. Man denke sich etwa durch seitliche Aneinanderkettung der Hyphen von Mucor ein Flächengebilde erzeugt, dessen morphologische Längsachse senkrecht gegen diese Hyphen gerichtet ist, und man sieht sogleich ein, dass nun die plagiotrope Stellung dieses idealen, dorsiventralen Thalloms von dem positiven Geotropismus der Fruchtträger und dem negativen Geotropismus der Rhizoiden abhängt. In der That liegt es nahe, den Plagiotropismus von Pilzhüten, von Flechtenthallomen[2]), die ja aus Pilzfäden componirt

---

1) Die Bezeichnung Heliotropismus benutzte schon de Candolle (Pflanzenphysiol., übers. von Röper, 1835, Bd. 2, p. 609), Geotropismus wurde von Frank eingeführt. Von negativem und positivem Heliotropismus wird bei Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 86) gesprochen. Die Benennungen Transversalheliotropismus und Transversalgeotropismus rühren von Frank her (Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, 1870). Darwin benutzte die im Text erwähnten Bezeichnungen in Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 4.

2) Ueber Endocarpon pusillum vgl. Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Flechten, 1877, II, p. 18.

sind, auf diesem Wege zu erklären, und auch das Thallom von Marchantia, die Prothallien von Farnen lassen sich obiger Betrachtung anpassen, indem man sich dieselben durch senkrecht zur Fläche gerichtete Schnitte in säulenförmige Elemente zerlegt denkt, die für sich oder auch im Vereine mit einem ansitzenden Rhizoid ein orthotropes Gebilde vorstellen[1]. Auch die Querscheibe aus einem Stengel ist ein aus orthotropen Elementen zusammengesetztes Gebilde[2], dessen, wenn auch kürzere Hauptachse allerdings orthotrop gerichtet bleibt, was ebenso bei Pilzhüten, überhaupt bei Organen zutrifft, die durch relative Verkürzung der Hauptachse flächenförmige Gebilde werden[3]. Obige Betrachtungen sind zwar allgemein auf dorsiventrale Organe anwendbar, müssen aber deshalb nicht den in einem gegebenen Fall thatsächlich maassgebenden Verhältnissen entsprechen, und sicher gehören z. B. schon besondere Eigenschaften dazu, um die photonastischen Bewegungen zu erzielen. Jedenfalls aber können diese und die früheren Erwägungen zeigen, dass nicht in jedem Falle die gleichen inneren Eigenschaften die Ursache für Plagiotropismus werden müssen.

Zu den inneren Ursachen, die radiäre Organe plagiotrop richten, gehört auch die wechselseitige Beziehung der Organe. Der Einfluss dieser ist evident darin ausgesprochen, dass nach dem Decapitiren bei manchen Pflanzen die Hauptachse durch seitliche Sprossungen ersetzt werden kann, die sich nun orthotrop richten, weil offenbar die Reactionsfähigkeit in ihnen selbst modificirt ist. Uebrigens wird jede andere von den Mutterorganen ausgehende Richtkraft, welche die seitlichen Organe in einen bestimmten Eigenwinkel zu stellen strebt, als ein Factor in den als Resultante sich ergebenden Richtungsverhältnissen mitwirken.

In Obigem sollte zunächst im Allgemeinen auf die wesentlich für Richtungsbewegungen in Betracht kommenden Verhältnisse hingewiesen werden, ohne Rücksichtnahme auf nebensächliche Umstände und ohne erörtern zu wollen, wie in concreten Fällen durch Zusammenwirken verschiedener innerer und äusserer Factoren die factischen Richtungsbewegungen zu Stande kommen. Näheres in dieser Hinsicht wird in § 74 (Bd. II) mitgetheilt werden, und dort finden auch erst Torsionen Berücksichtigung, die zur Vermittlung der durch äussere Verhältnisse veranlassten Stellungsänderungen dienen, übrigens zumeist als Resultante einiger Factoren sich ergeben. Indem nun im Folgenden auf das Zusammenwirken verschiedener Factoren nicht mehr Rücksicht genommen wird, als durchaus zum Verständniss nothwendig ist, sollen zunächst die durch einen einzelnen Factor erzielten Richtungsbewegungen behandelt werden, von denen wir insbesondere auf Heliotropismus und Geotropismus näher einzugehen haben. Zur richtigen Beurtheilung geotropischer und heliotropischer Bewegungen waren aber die obigen Erörterungen über die Ursachen orthotroper und plagiotroper Stellung gleichfalls geboten. Ohne noch weitere Möglichkeiten hinsichtlich dieses noch lange nicht allseitig aufgehellten Themas discutiren zu wollen, sei doch noch darauf hingewiesen, dass recht wohl ein durch Licht plagiotrop gerichtetes Organ gegenüber der Schwerkraft sich orthotrop verhalten kann, denn Receptivität und Erfolg der ausgelösten Leistung sind ja durchaus von den spezifischen Qualitäten eines Organs abhängig, und ein geotropisch empfindlicher Pflanzentheil braucht deshalb auch nicht heliotropisch zu reagiren.

---

1) Vgl. Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 246.

2) Sachs, l. c., p. 254.

3) Dahin gehört auch die von Leitgeb untersuchte, gegen das Licht senkrechte Stellung der Keimscheibe der Lebermoose (Die Keimung d. Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht 1876, p. 5; Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1876. Bd. 74, Abth. 1).

Aus den Beziehungen zwischen Dorsiventralität und Plagiotropismus ist leicht zu entnehmen, wie und warum aus einem plagiotropen Organe durch Zusammenrollen oder Zusammenfalten ein orthotropes Gebilde entsteht[1]). Denn denkt man sich einen Thallus von Marchantia zu einem Cylinder zusammengewickelt, so ist ja damit ein radiär gebauter Körper gewonnen, der nun aus denselben Gründen orthotrop reagiren wird, wie ein radiärer Stengel, dessen durch mediane Spaltung gewonnene Längshälften umgekehrt dorsiventral und plagiotrop werden, und dieses gilt natürlich auch für den Fall, dass ein hohler Stengel ins Auge gefasst ist. Einfach durch Zusammenrollung des Thallus entstanden sind die Apotheciumträger von Peltigera canina, die offenbar diesem Umstand ihre Orthotropie verdanken. Etwas Aehnliches, wie ein zusammengerollter Thallus, sind auch die orthotropen Stiele der Fruchtträger von Marchantia, ferner die aufrechten Thallomtheile von Cetraria islandica, an denen, im Gegensatz zu Peltigera, nicht die Oberseite, sondern die Unterseite nach Aussen gewandt ist. Ferner sind die jugendlichen Blätter mancher Pflanzen, z. B. von Nuphar, Pinguicula, manchen Gräsern, in der Knospenlage parallel ihrer Längsachse zusammengerollt und bleiben dann so lange orthotrop, bis sie mit der Entfaltung eine plagiotrope Stellung einnehmen.

Auch das Zusammenfalten des Thallus von Marchantia, gleichviel, ob Oberseite oder Unterseite aneinander gepresst werden, würde ein nicht mehr dorsiventrales und orthotropes Flächengebilde liefern. Solches Zusammenfalten bieten gleichfalls manche Phanerogamenblätter in der Knospenlage, und auch diese werden dann erst mit der Entfaltung plagiotrop. Ferner kann man die schwertförmigen Blätter von Iris gleichsam als durch Zusammenfalten entstanden auffassen, und bei Mangel von Dorsiventralität stellen sich diese Blätter in eine vertikale Ebene. Ihre schwertförmigen Krümmungen in dieser rühren offenbar daher, dass die rechte und linke Hälfte nicht gleichartig wachsthums- und reactionsfähig sind.

Historisches. Unter verschiedenen Umständen eintretende Richtungsbewegungen wurden von Bonnet[2]) beschrieben, der indess diesen Gegenstand in causaler Hinsicht nicht besonders förderte. Wie einzelne Ursachen, insbesondere Heliotropismus und Geotropismus, allmählich näher erforscht wurden, ist aus den folgenden Paragraphen zu ersehen, jedenfalls hat aber Dutrochet[3]) das Verdienst, die thatsächlichen Richtungsverhältnisse von Pflanzentheilen als Resultante verschiedener, in spezifisch ungleichem Maasse zusammengreifender Factoren, namentlich des Heliotropismus, des Geotropismus, der Belastung, der Eigenrichtung und der vom Substrat abhängigen Richtkraft angesprochen, sowie auch die nur auslösende Wirkung von Licht und Schwerkraft hervorgehoben zu haben (vgl. II, § 27). Dieses Verdienst wird nicht dadurch geschmälert, dass Dutrochet concrete Fälle unrichtig deutete und namentlich späterhin[4]) hinsichtlich der Ursachen des Heliotropismus und Geotropismus unglückliche Hypothesen aufstellte. Uebrigens sind in causaler Hinsicht diese Richtungsbewegungen auch heute noch nicht vollständig aufgehellt und ebensowenig sind die für die Richtung maassgebenden Factoren in allen Fällen richtig erkannt.

Die theilweise sehr geistreichen Erörterungen Hofmeister's[5]) über Richtungs- und Symmetrieverhältnisse haben die physiologische Seite dieses Themas nur in beschränktem Maasse gefördert.

Nachdem Frank[6]) verschiedene Stellungsverhältnisse als Resultante aus einigen Componenten dargelegt hatte, lieferte er weiterhin[7]) einen Beitrag über die thatsächlich in der Natur eintretenden Richtungsbewegungen von Aesten u. s. w. In der Deutung der Ursachen that aber Frank mit der Einführung der Hypothese des Transversalheliotropismus und Transversalgeotropismus einen wenig glücklichen Griff, indem er mit der Annahme, die Polarität der Zellhäute bestimme die Richtung (vgl. II, § 69), auf eine Zergliederung der Erscheinungen in die maassgebenden Componenten auch in den Fällen verzichtete, in denen

1) Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 246.
2) Untersuchungen über den Nutzen d. Blätter, 1762.
3) Dutrochet, Rech. anatom. et physiolog. 1824, p. 92 ff. Diese vortreffliche Arbeit ist nicht immer in der gebührenden Weise gewürdigt.
4) Mémoires, Brüssel 1837, p. 288 ff., p. 316 ff. 5) Allgemeine Morphologie, 1868.
6) Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 1 ff.
7) Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, 1870.

eine solche Zergliederung thatsächlich möglich ist. De Vries[1]) hat dann in der Folge die für verschiedene Richtungsverhältnisse maassgebenden Factoren näher bestimmt. Die Bedeutung dorsiventraler Ausbildung für die Richtungsbewegungen wurde in umfassender Weise zuerst von Sachs[2]) dargelegt.

A. Heliotropismus und Geotropismus.

§ 62. Heliotropismus und Geotropismus umfassen, nach der schon im vorigen Paragraphen gegebenen Definition, nur solche Krümmungsbewegungen, die durch einseitige Wirkung von Licht oder Schwerkraft veranlasst werden, und deren Richtung von der Angriffsrichtung des auslösenden Agens abhängt[3]). Selbstverständlich treten diese, wie alle Receptionsbewegungen, nur ein, wenn die Organe sich nicht in der den obwaltenden Verhältnissen entsprechenden Gleichgewichtslage befinden, mit deren Erreichung die Objecte die ihnen spezifische heliotropische oder geotropische Stellung, resp. die Lage annehmen, welche der Resultante aus diesen und anderen richtenden Ursachen entspricht.

Bewegungen, die gleichfalls durch Licht oder Schwerkraft veranlasst werden, indess zu diesen Agentien in einem andern als dem bezeichneten Verhältniss stehen, zählen wir also nicht zum Heliotropismus und Geotropismus. Dieses ferner, dass Licht und Schwerkraft gleichzeitig verschiedene Bewegungen veranlassen können, ist schon im vorigen Paragraphen bemerkt, in dem auch die photonastischen Bewegungen als solche definirt wurden, die von allseitiger Helligkeitsschwankung, aber nicht von einseitiger Beleuchtung abhängen. Ebenso wollen wir nicht die von Licht (oder Schwerkraft) abhängigen freien Ortsbewegungen der Organismen (vgl. Kap. VIII) dem Heliotropismus zurechnen, obgleich nicht zu verkennen, dass dieselben in causaler Hinsicht theilweise in naher Beziehung zu den heliotropischen Krümmungen stehen dürften, und deren Beachtung jedenfalls in Forschungen geboten ist, welche eine Verkettung zwischen dem auslösenden Licht und den ausgelösten Erfolgen erstreben.

Geotropismus und Heliotropismus sind also nach der Beziehung zwischen auslösendem Agens und dem in der Bewegung ausgesprochenen Erfolge definirt, ohne Rücksicht auf die zur Ausführung dienenden inneren Vorgänge und mechanischen Mittel, die thatsächlich nicht ganz identisch sind. So zählen wir auch die der Definition entsprechenden Bewegungen in lebendigen Organen hierher, gleichviel ob sie durch Wachsthum oder durch elastische Dehnung vermittelt werden, und können demgemäss Heliotropismus, resp. Geotropismus mit und ohne Wachsen unterscheiden[4]). Zu letzterem sind die Bewegungsgelenke der Bohne u. s. w. befähigt, während zumeist Geotropismus und Heliotropismus durch Wachsen vermittelt wird, wie im Näheren in § 64 gezeigt werden soll. Eine Einschränkung des Heliotropismus auf Wachsthumsvorgänge, wie es Wiesner[5]) will, ist weder aus historischen Rücksichten[6]) geboten, noch

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 223.

2) Ebenda 1879, Bd. 2, p. 226.

3) Ueber den Sinn der Ausdrücke positiver, negativer Geotropismus u. s. w. vgl. p. 292.

4) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 63.

5) Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II. Thl., p. 22; Separatabz. aus Denkschrift d. Wien. Akad., Bd. 43.

6) De Candolle und Andere nach ihm verstehen unter Heliotropismus (ohne Rücksicht

auch scheint sie mir vortheilhaft. Denn die inneren Vorgänge, soweit sie auf Turgorkraft beruhen, spielen sich bei den heliotropischen Krümmungen mit und Wachsen in analoger Weise ab, und für eine eindringende Forschung ist es zudem immer von hohem Werthe, unter einer Klasse übereinstimmender Erscheinungen auch solche zur Beobachtung zu haben, in denen einzelne sonst wirksame Factoren — bei Mangel des Wachsens also die mit Wachsthum zusammenhängenden — ausgeschlossen sind, wo also in der Natur des Objectes geboten ist, was der zergliedernde Experimentator zu erreichen streben muss, um die Ursachen des Geschehens aufzuhellen.

Da Heliotropismus und Geotropismus in vieler Hinsicht Uebereinstimmung bieten, so werden wir dieselben, um die sonst unvermeidlichen Wiederholungen zu vermeiden, so weit als thunlich gemeinschaftlich behandeln und die beiderseitigen Unterschiede und Besonderheiten an geeigneter Stelle hervorheben. Diese Uebereinstimmung bezieht sich zunächst auf die mechanische Ausführung der Bewegungen und auf die äussere Veranlassung in so weit, als in beiden Fällen das auslösende Agens eine von der einseitigen Angriffsrichtung abhängige und nach dieser orientirte Bewegung hervorruft, was übrigens auch in manchen Objecten durch andere Agentien, so durch Contactreiz und hygrometrische Differenz an Wurzeln geschieht.

Es ist aber wohl zu beachten, dass die bezügliche Reactionsfähigkeit gegen Licht, Schwerkraft, Contact u. s. w. verschiedene Qualitäten von Empfindlichkeit fordert, und mit Rücksicht hierauf Geotropismus und Heliotropismus so wenig commensurabel sind, wie verschiedene Sinnesempfindungen eines animalischen Organismus. Insofern aber dürfen Heliotropismus und Geotropismus miteinander verglichen werden, als beide Reactionen sich in Krümmungen geltend machen, und als es die zur Ausführung dieser dienenden mechanischen Mittel betrifft, die natürlich trotz verschiedener Sensibilität und äusserer Veranlassung gleichartig sein können. Weil aber Geotropismus und Heliotropismus von besonderen Arten von Sensibilität abhängen, braucht ein heliotropisches Object geotropische Reaction nicht zu besitzen, wie thatsächlich auch die empirischen Erfahrungen lehren, aus denen ferner hervorgeht, dass, wo ein Organ zugleich heliotropisch und geotropisch ist, durchaus nicht immer gleichsinnige Krümmungen, sondern verschiedene Combinationen von positivem und negativem Heliotropismus und Geotropismus bestehen[1].

Hier halten wir uns nun zunächst an die Bewegungserscheinungen als

---

auf die mechanische Vermittlung) durch das Licht erzielte Krümmungsbewegungen, zu denen auch, freilich ohne nähere Kenntniss des Mechanismus, solche in Gelenken ausgeführte Bewegungen von anderen Autoren gerechnet wurden. Allerdings sind photonastische Bewegungen von dem Heliotropismus früher nicht getrennt, immer aber wurde in erster Linie auf die Beziehung zwischen Lichtrichtung und Bewegung Rücksicht genommen.

1) So ist z. B. das hypocotyle Glied der Mistel nicht geotropisch, dagegen stark negativ heliotropisch, und an verschiedenen Stellen werden Beispiele zu verzeichnen sein, in denen der Heliotropismus den Geotropismus überwiegt, oder umgekehrt. Ferner kann z. B. ein negativ heliotropisches Object positiv geotropisch oder in anderen Fällen positiver Heliotropismus und Geotropismus vereint sein, und ebenso ist jede andere mögliche Combination für concrete Fälle bekannt. Verschiedene Beispiele kommen gelegentlich in diesem Kapitel vor, einige Zusammenstellungen sind bei Frank (Beiträge zur Pflanzenphysiologie 1868, p. 89) zu finden.

solche, behandeln weiter die mechanische Ausführung, um dann auch zu beleuchten, was über die auslösende Wirkung von Licht und Schwerkraft, sowie über die Verkettung dieses Vorgangs mit der zu den Bewegungen führenden mechanischen Action bekannt ist.

Zu heliotropischen und geotropischen Bewegungen befähigt sind im Wachsthum begriffene Theile sehr vieler Pflanzen, doch auch viele bewegungsfähig bleibende Gelenke. Im Dienste der Pflanze sind diese Bewegungen, und zwar oft in sehr auffälliger Weise, bedeutungsvoll, um für sich oder zusammenwirkend oder im Vereine mit anderen Factoren die Organe in eine für ihre Thätigkeit zweckentsprechende Lage zu bringen. Demgemäss sind im Allgemeinen die geotropischen und heliotropischen Eigenschaften ausgebildet, wie allerdings hier nicht nach allen Richtungen gezeigt werden kann, jedoch in den weiter unten zu machenden Mittheilungen zur Genüge hervortritt. Da also Heliotropismus und Geotropismus biologischen Zwecken angepasste Bewegungsvorgänge vorstellen, sind dieselben durchaus nicht an die morphologische Natur gekettet. So giebt es u. a. sowohl positiv wie negativ heliotropische Stengel und Wurzeln, so sind die vertical abwärts wachsenden Organe im Allgemeinen positiv, die aufwärts wachsenden negativ geotropisch, und verdanken dieser Eigenschaft wesentlich ihre Richtung. Heliotropismus sowie Geotropismus treten z. B. an Stengel und Blatt der Mistel zurück, die bekanntlich bestimmt ist, in Richtung beliebiger, von dem befallenen Aste ausstrahlender Radien zu wachsen. Ferner treten in gleichem Sinne wie in höheren Pflanzen Geotropismus und Heliotropismus in niederen Pflanzen, auch in einzelligen Organismen und Organen auf, und unter den nicht chlorophyllführenden Pflanzen- und Pflanzentheilen werden ebensowohl wie unter grünen heliotropisch und geotropisch empfindliche gefunden. An derselben Pflanze aber sind sehr gewöhnlich entgegengesetzt geotropisch oder heliotropisch sich krümmende und auch unempfindliche Glieder vereint.

Um die Gültigkeit des Obigen für plagiotrope Organe darzuthun, reichen die Erfahrungen an diesen aus, doch sind hinsichtlich der dorsiventralen Objecte im Näheren noch manche Fragen offen. Es ist schon im vorigen Paragraphen bemerkt, wie es in concreten Fällen spezieller Prüfungen bedarf, um den Antheil heliotropischer und geotropischer Wirkung an dem Plagiotropismus dorsiventraler Organe festzustellen, um zu ermitteln, ob schon Heliotropismus und Geotropismus für sich (Transversalheliotropismus und Transversalgeotropismus) die plagiotrope Stellung herbeiführen, oder ob diese ohne Transversalheliotropismus und Transversalgeotropismus durch Eingreifen anderweitiger Factoren erreicht wird, ob ferner und in welcher Weise Ober- und Unterseite dorsiventraler Organe verschieden heliotropisch und geotropisch reagiren. Auch ist hervorgehoben, dass Licht gleichzeitig heliotropische und photonastische Wirkung erzielt und dieserhalb bei gesteigerter Beleuchtung durch Photoepinastie eine Fortbewegung der Objecte von der Lichtquelle erzielt werden kann, wenn auch gleichzeitig ein relativ schwächer wirksamer, positiver Heliotropismus eine nach der Lichtquelle hinzielende Beugung anstrebt.

Diese speziellen Fragen hinsichtlich des Geotropismus und Heliotropismus sind zum Theil erst durch Sachs'[1]) Behandlung der allgemeinen Ursachen des

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 226.

Plagiotropismus dorsiventraler Organe präcisirt und begreiflicherweise in dieser grundlegenden Arbeit nicht sogleich erledigt worden. Die lückenhafte Kenntniss der heliotropischen und geotropischen Eigenschaften plagiotroper Organe, insbesondere auch die meist ungenügende Trennung von Photonastie und Heliotropismus nöthigt uns theilweise erst auf jene Eigenschaften einzugehen, während wir die Ursachen der als Resultante sich ergebenden plagiotropen Stellungen darzulegen haben. Bei dieser Gelegenheit sollen auch erst Torsionen berücksichtigt werden, die ohnehin der Regel nach als Resultante aus einigen Factoren zu Stande kommen. Uebrigens ist einleuchtend, dass, veranlasst durch ihre Organisation, z. B. flächenfömige Gebilde eine geotropische (analog eine heliotropische) Bewegung auch in einer gegen die Verticale geneigten, eventuell gekrümmten Ebene ausführen können. Das wird u. a. gewöhnlich zutreffen, wenn die Medianebene eines Blattes nicht vertical steht und diese Gleichgewichtslage während einer geotropischen Krümmung angestrebt wird, wenn also gleichzeitig zwei verschieden gerichtete Bewegungen in Action gesetzt werden (II, § 74).

Geotropismus. Es können hier natürlich nicht alle Fälle von Geotropismus aufgeführt werden, der ja, wie schon bemerkt, zumeist die aufwärts und abwärts zielende Richtung der Pflanzentheile veranlasst. Demgemäss krümmt sich an einer horizontal gestellten Keimpflanze von Lupinus, Helianthus u. a. das Stämmchen negativ, die Wurzel[1]) positiv geotropisch. Negativer Geotropismus kommt deshalb der Regel nach den aufwärts wachsenden Stämmen zu, fehlt auch den Schlingpflanzen nicht, deren Stengel ohne Stütze sich nur deshalb niederlegt, weil er zu schwach ist, um sich aufrecht zu erhalten (II, § 47). Wie Hauptwurzeln wachsen auch manche Rhizome senkrecht abwärts, so die von Yucca filamentosa, Cordyline rubra und anderen Species dieses Genus[2]). Negativ geotropisch sind ferner u. a. die Perithecienträger von Hypoxylon carpophylum[3]), die Stiele der Hutpilze, während die Papillen des Hymeniums von Hydnum, die Röhren, resp. die Lamellen des Hymeniums von Agaricus sich nach Schiefstellung des Hutes abwärts krümmen und hiernach positiv geotropisch sind[4]).

Auch viele einzellige oder aus Zellketten gebildete Organismen sind stark geotropisch. So krümmen sich die Internodien von Nitella aufwärts, ebenso die Sporangienträger von Mucor, Phycomyces und anderen Pilzen[5]). Bei diesen einzelligen Mucorineen dürften die in das Substrat eindringenden Mycelfäden wohl etwas positiv geotropisch sein, und Aehnliches kommt sicher bei nicht wenigen einzelligen Organismen vor, die einen aufwärts und abwärts wachsenden Theil aufzuweisen haben. Solches erwähnt auch Sachs[6]) für Vaucheria, und Analoges bieten sicherlich Arten des Genus Caulerpa. Auch die Rhizoiden von Marchantia sind positiv geotropische einzellige Organe[7]).

Als Objecte, die trotz eines radiären Baues vermöge ihrer geotropischen Eigenschaften sich mehr oder weniger horizontal stellen, wurden bereits (II, p. 288) im Boden verbleibende Rhizome erwähnt, von denen Elfving[8]) die von Heleocharis palustris, Sparganium

---

1) Nach Wiesner (Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II, p. 77) sind manche Luftwurzeln, namentlich auch ihre Seitenwurzeln, ausgesprochen negativ geotropisch, so die Seitenwurzeln von Dendrobium nobile, Stanhopea ecornuta.

2) Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 476.

3) J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 474.

4) Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 93, u. Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 93.

5) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 286; Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 222. — Ueber den vom Substrat ausgehenden richtenden Einfluss vgl. II, § 73.

6) Lehrbuch, IV. Aufl., p. 813.

7) Mirbel, Mémoir. de l'Acad. royale de Paris 1835, Bd. 13, p. 354; Pfeffer, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1871, Bd. 1, p. 89.

8) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 3, p. 489.

ramosum und Scirpus maritimus näher untersuchte. Die Experimente wurden in Erde, und zwar in Zinkkästen ausgeführt, die mit einer Glaswand versehen waren, durch welche die Stellung der dahinter aufgestellten Rhizome direct beobachtet werden konnte. Die neu zuwachsenden Stücke dieser kehrten nun immer in die horizontale Lage zurück, und dieses geschah ohne Torsion auch dann, als die bisherige Unterseite der Rhizome aufwärts gewandt und diesen zugleich eine schief aufsteigende oder absteigende Lage gegeben worden war[1]. Es sind also diese Rhizome auch in physiologischer Hinsicht radiäre Organe, die vermöge ihrer geotropischen Eigenschaften ihre Gleichgewichtslage in horizontaler Lage finden.

Nur bis zu einem gewissen Grenzwinkel beugen sich die gleichfalls radiär gebauten Seitenwurzeln, die gegen die vertikal abwärts steigende Hauptwurzel von Vicia faba, Phaseolus u. s. w. in einem verschiedenen Winkel geneigt sind. Die an der Basis der Wurzel und am hypocotylen Glied entspringenden Wurzeln können horizontal oder sogar ein wenig aufsteigend sein, während die übrigen Seitenwurzeln erster Ordnung absteigen und mit der Hauptwurzel einen spezifisch, individuell und auch nach äusseren Verhältnissen variabeln Winkel bilden, der übrigens gewöhnlich 45° nicht überschreitet, sehr häufig aber grösser ist. Dieser spitze Grenzwinkel ist kleiner als der Eigenwinkel (vgl. II, § 73), welcher dann ungetrübt zur Geltung kommt, wenn während der Entwicklung der Seitenwurzeln der Geotropismus eliminirt ist, indem die Pflanze an eine langsam rotirende horizontale Achse befestigt wird (vgl. II, § 63).

Werden unter normalen Verhältnissen gewachsene Wurzeln umgekehrt, so dass die Spitze der Hauptwurzel zenithwärts gewandt ist, so beugen sich die Seitenwurzeln in der wachsthumsfähigen Region so lange geotropisch abwärts, bis sie mit der Verticalen wieder den früheren Winkel bilden, die gekrümmten Theile einer Seitenwurzel mit den älteren, nicht mehr krümmungsfähigen Stücken derselben also einen rechten Winkel bilden. Auch wenn die Hauptwurzel in horizontale oder andere Lage gebracht wird, so kehren doch immer die wachsthumsfähigen Zonen der Seitenwurzeln zu dem bestimmten Grenzwinkel zurück. Die Versuche lehren also, dass diese Seitenwurzeln in physiologischer Hinsicht radiär construirt sind und die Schwerkraft nur Krümmungen bis zu einem gewissen Grenzwinkel erzeugt[2]. Uebrigens verringert sich dieser mit Steigerung des auslösenden Agens, wie Sachs in Versuchen fand, in denen die Centrifugalkraft das 4—5fache der Beschleunigung der Schwere erreichte. Möglich, dass bei genügend gesteigerter Centrifugalkraft eine der Fliehkraft vollkommen parallele Stellung der Seitenwurzeln erreicht wird. Der Diageotropismus dieser Seitenwurzeln wird also dadurch veranlasst, dass die auslösende Wirkung der Schwerkraft auf unserer Erde mit Erreichung des Grenzwinkels zu gering wird, um weitere geotropische Beugung zu erzielen. Wie gegenüber ansehnlicher Centrifugalkraft sich die horizontal wachsenden Rhizome verhalten, ist bisher nicht untersucht.

Die Nebenwurzeln zweiter Ordnung sind in geringerem Grade geotropisch, als die Nebenwurzeln erster Ordnung. An solchen Nebenwurzeln zweiter Ordnung fand Sachs (l. c., p. 631) bei Zea mais nur schwachen, bei Cucurbita pepo keinen merklichen Geotropismus. Uebrigens ist auch dieses nur als eine Anpassungserscheinung der Wurzeln aufzufassen (vgl. II, § 72), und es ist keine allgemein gültige Regel, dass jede folgende Auszweigung in geringerem Grade geotropisch (oder heliotropisch) ist.

Die Stellung der Seitenäste wird erst weiterhin (II, § 74) als Resultante aus verschiedenen Factoren zu behandeln sein, unter denen auch die häufig dorsiventralen Eigenschaften

---

1) Aus diesen Versuchen geht auch hervor, dass Hofmeister's Annahme irrig ist, nach welcher der horizontale Wuchs der Rhizome von Typha u. s. w. durch den mechanischen Widerstand der Erde bedingt sein soll (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 107). — Ueber die Aufwärtskrümmung der Rhizomsprosse im normalen Entwicklungsgang oder nach Verletzungen vgl. II, § 69.

2) Dutrochet (Recherches sur la structure des animaux et d. végétaux 1824, p. 102) hat die Richtung der Seitenwurzeln als Resultante aus Eigenwinkel und Geotropismus angesprochen. Näher aufgehellt wurde dieses Thema durch Sachs (Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 602), auf dessen Untersuchungen sich Obiges stützt. Nach Sachs kann eine geringe Epinastie oder Hyponastie ein für die Richtung der Seitenwurzeln mitwirkender Factor sein. — Ueber Methodisches vgl. § 63 u. 73.

und der vom Gewicht herrührende mechanische Zug, sowie der Heliotropismus eine Rolle spielen. Abgesehen von den durch die Dorsiventralität bedingten Eigenheiten dürften übrigens hinsichtlich des Geotropismus ähnliche Verhältnisse wie in den Seitenwurzeln obwalten. Ebenso werden die hängenden Zweige der Trauerbäume und die gewöhnlich auf den Boden hingestreckten Pflanzen erst § 74 besprochen.

In plagiotropen Objecten scheint häufig positiver Geotropismus eine mehr oder weniger verticale Stellung zu erstreben, deren Erreichung durch andere Factoren, wie autonome Epinastie, Photonastie, negativen Heliotropismus, Gewicht der Organe, verhindert wird. So wichen die hinter einem Fenster erzogenen Stämmchen von Fissidens taxifolius nur wenig von der Verticalen ab, kehrten aber sämmtlich dieselbe flache Seite dem Lichte zu [1]. Auch scheint der Geotropismus dahin zu zielen, die Thallome von Marchantia vertical aufwärts zu richten. Wenigstens nehmen mit abnehmender Helligkeit die Thallome eine mehr aufgerichtete Lage an, vertikal werden indess, so weit bekannt, nur die im Dunkeln gebildeten etiolirten Thalluslappen, welche in nur sehr geringem Grade dorsiventral ausgebildet sind [2]. Es bleibt also noch fraglich, ob ohne die antagonistische Wirkung anderer Richtkräfte die dorsiventralen Thallome vermöge ihrer geotropischen Eigenschaften allein eine verticale Stellung annehmen würden, und ebenso ist unbekannt, ob und in welchem Grade Ober- und Unterseite verschieden geotropisch reagiren [3]. Die gleichen Fragen sind auch für andere geotropisch empfindliche dorsiventrale und plagiotrope Organe offen (vgl. II, p. 289).

Die Laubblätter, Blüthenblätter u. s. w. sind, wenn überhaupt, zumeist negativ geotropisch [4], doch darf man nach dem Abwärtsbiegen des Cotyledons von Allium cepa [5] und Phönix dactylifera [6] positiven Geotropismus in diesem Organ vermuthen.

Heliotropismus. Da photonastische und heliotropische Wirkungen des Lichtes zumeist nicht auseinander gehalten wurden [7], so ist die heliotropische Eigenschaft, insbesondere plagiotroper Objecte, nur mangelhaft bekannt. Auch ist die Präcisirung der heliotropischen Eigenschaften dadurch erschwert, dass Beleuchtung nicht wie Schwerkraft unter normalen Verhältnissen constant bleibt und mit der Lichtwirkung die heliotropischen Bewegungen sich ändern. Auch ist schon (II, p. 290) darauf hingewiesen, wie aus dem gleichzeitigen Zusammenwirken von Photonastie und Heliotropismus mit Variation einer einseitigen Beleuchtung gerade entgegengesetzte Bewegungsrichtungen sich für verschiedene Helligkeitsgrade ergeben mögen. Uebrigens werden durch das Zusammenwirken von Photonastie und Heliotropismus für die Pflanze vortheilhafte Richtungsverhältnisse erzielt und diese doppelte Reactionsfähigkeit, sowie auch die nur heliotropische Empfindlichkeit ist im Allgemeinen in einer für die biologische Aufgabe der Pflanze und ihrer Organe vortheilhaften Weise ausgebildet.

Wir halten uns hier zunächst an radiäre Organe, die, sofern sie allseitig gleichmässig reagiren und diese Eigenschaft bei einseitiger Lichtwirkung nicht verlieren, unter dem Einfluss dieser letzteren nur heliotropische Bewegungen ausführen werden. Der an wachsenden oberirdischen Stengelorganen sehr verbreitete positive Heliotropismus bringt offenbar die Pflanze, indem sich diese nach der Lichtquelle hinkrümmt, in günstigere Beleuchtungsverhältnisse. Denn mit der Krümmung werden ja auch dem stärkeren Lichte die

---

1) Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 256. — Ueber den Geotropismus von Jungermannien vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 294; Frank, Natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 66.

2) Vgl. Sachs, l. c., p. 236. 3) Vgl. Sachs, l. c., p. 247. 4) Angaben in II, § 74.

5) Sachs, Bot. Ztg. 1863, p. 59. 6) Sachs, ebenda 1862, p. 241.

7) Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 293) hat jedenfalls das Verdienst, die durch Licht erzielten Bewegungen des Thallus von Marchantia, der Farnprothallien und anderer dorsiventraler Organe als eine Folge der ungleichen Reactionsfähigkeit beider Seiten erklärt zu haben, wenn auch ausserdem an Hofmeister's Auffassung dieser Erscheinungen manches auszusetzen ist. Im Wesentlichen conform der hier gegebenen Darstellung hat Sachs (Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 226) Photonastie und Heliotropismus als zwei Factoren auseinander gehalten. Eine solche Trennung wird bei Wiesner vermisst (Die heliotrop. Erscheinungen im Pflanzenreich 1878, Heft 1, u. 1880, Heft 2; Separatabz. aus Denkschrift. d. Wiener Akad., Bd. 39 u. 43).

Blattoberflächen zugewandt, welche sich nicht nur durch diese, sondern auch durch die in den Blättern selbst ausgeführten Bewegungen so zu stellen pflegen, dass die Blattoberfläche annähernd senkrecht auf das stärkste ihnen gebotene diffuse Licht zu stehen kommt[1]).

Positiv heliotropisch sind auch die ersten nicht windenden Internodien der Schlingpflanzen, deren windenden Stengeltheilen zumeist kaum Heliotropismus zukommt, welcher bei Umwinden der Stütze hinderlich werden könnte (vgl. II, p. 209). Nicht merklich heliotropisch und geotropisch sind ferner die nach allen Richtungen wachsenden Stengel der Mistel, deren Blätter in gleicher Weise unempfindlich sind, während das hypocotyle Glied stark negativ heliotropisch ist und eben hierdurch dem Aste angepresst wird, auf welchem ein Samen zum Keimen kommt[2]). Bedeutungsvoll für das Anpressen ist auch der negative Heliotropismus der Ranken von Vitis und Ampelopsis, an denen Knight (1812) den negativen Heliotropismus entdeckte, sowie der Ranken einiger anderer Pflanzen[3]). Zu gleichem Zweck dient auch der negative Heliotropismus den Luftwurzeln, bei welchen solcher in geringerem oder höherem Grade sehr verbreitet vorkommt. Nachdem Dutrochet[4]) den negativen Heliotropismus der Luftwurzeln von Pothos digitata erkannt hatte, wurde solcher an Luftwurzeln von Hartwegia comosa (Cordyline vivipara), Cattleya crispa, Stanhopea insignis von Hofmeister und von Wiesner[5]) für die Luftwurzeln vieler anderer Pflanzen nachgewiesen.

Die normalerweise in Erde wachsenden Wurzeln sind nur wenig, z. Th. auch gar nicht heliotropisch empfindlich. Bei den auf einseitige Beleuchtung reagirenden Wurzeln ist bei Cultur in Wasser sowohl negativer als positiver Heliotropismus gefunden, doch scheint ersterer häufiger vorzukommen. Negativ heliotropisch sind die Wurzeln von Sinapis alba, Helianthus annuus[6]), Lepidium sativum, Mirabilis Jalapa, Zea mais, Vicia faba; schwacher positiver Heliotropismus ist für die Wurzeln von Allium sativum, cepa, Hyacinthus orientalis sicher gestellt. Der Heliotropismus der Wurzeln wird z. Th. erst bei starkem Licht bemerklich[7]), und Wiesner vermochte an manchen Objecten erst dann Heliotropismus nachzuweisen, als er den richtenden Einfluss der Schwerkraft durch langsame Rotation eliminirte (vgl. II, § 63). Einige Angaben früherer Autoren, insbesondere über positiven Heliotropismus, fand Wiesner nicht bestätigt, nach welchem diese irrthümlichen Angaben wohl durch eine Tendenz mancher Wurzeln, in einer von der Verticalen etwas abweichenden Richtung zu wachsen, herbeigeführt sein dürften.

Zahlreiche Beispiele für Heliotropismus chlorophyllfreier Organe liefern die Pilze, unter denen manche einen starken positiven Heliotropismus der über das Substrat hervortretenden und aufstrebenden Theile bieten. Ich erwähne hier die Hutstiele von Coprinus stercorarius[8]), niveus[9]), die Stiele von Peziza Fukeliana[10]), die Perithecien von Sordaria fimi-

---

1) Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II, p. 34 u. 41. Durch intensive Besonnung kommen übrigens auch andere, für den Schutz der Blätter vortheilhafte Bewegungen zu Stande; vgl. p. 265 und die dort citirte Literatur.

2) Diese Eigenschaft entdeckte Dutrochet (Rech. sur la structure intime 1824, p. 115); vgl. auch Wiesner, l. c., I, p. 42.

3) Literatur vgl. p. 224.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1833, Bd. 29, p. 413. Dieser Nachweis der Existenz von negativem Heliotropismus geschah ohne Kenntniss von Knight's Entdeckung dieses Heliotropismus an den Ranken von Vitis.

5) L. c., 1880, II, p. 76. Anderweitige Literatur ist hier citirt. Vgl. auch H. Müller, Flora 1876, p. 93.

6) Den negativen Heliotropismus dieser Wurzeln und der Wurzeln einer Anzahl anderer Pflanzen beobachtete Payer (Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 2, p. 96) und Durand (ebenda 1846, III sér., Bd. 5, p. 65). Letzterer, auch Dutrochet, beobachtete auch positiven Heliotropismus. Weitere Beobachtungen über Heliotropismus der Wurzeln finden sich bei Sachs (Experimentalphysiol. 1865, p. 41) und Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 292). Die Literatur und zahlreiche Beobachtungen sind von Wiesner, l. c., II, p. 79, mitgetheilt.

7) Sachs u. Wiesner, l. c.

8) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 96.

9) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 289; Wiesner, l. c., II, p. 89.

10) Bot. Ztg. 1874, p. 1.

seda[1], die Perithecienträger von Claviceps microcephala[2]. Unter den einzelligen Pilzen besitzen starken positiven Heliotropismus die Sporangienträger von Pilobolus crystallinus[3], Mucor mucedo[4], auch die von Phycomyces nitens[5] sind positiv heliotropisch. Positiver Heliotropismus vollzieht sich auch in den einzelligen Internodien von Nitella[6] und komm ausserdem noch an einzelligen und aus Zellketten bestehenden Algen vor. Uebrigens gibt es auch einzellige, negativ heliotropische Objecte. Als solche bekannt sind die Rhizoiden am Laube von Marchantia[7] und an Prothallien von Farnkräutern[8]. Ob vielleicht auch die Keimschläuche von Uredineen, Ustilagineen, die der Nährpflanze angeschmiegten Hyphen von Erysiphe u. s. w. negativ heliotropisch sind, ist noch nicht bekannt[9]. Nach J. Schmitz[10] ist Rhizomorpha negativ heliotropisch, doch konnte Brefeld[11] an diesem Objecte keinen Heliotropismus beobachten.

Das Hinwegwenden mancher Stengeltheile vom Licht ist dadurch bemerkenswerth, dass negativer Heliotropismus nur bei starker Beleuchtung, z. Th. nur im Sonnenlicht bemerklich wird und die negativ heliotropische Krümmung auf ältere, nicht mehr zu lebhaft wachsende Internodien beschränkt bleibt, während die jugendlichen Internodien sich an manchen Pflanzen entschieden positiv heliotropisch krümmen. Ein ausgezeichnetes Beispiel dieser Art ist Tropaeolum majus, an welchem Sachs[12] die besagten Verhältnisse beobachtete. Die jungen Internodien dieser Pflanze sind entschieden positiv heliotropisch, die älteren krümmen sich bei intensiver Beleuchtung stark negativ heliotropisch, so dass sie im Freien dem Boden angepresst werden. Bei schwacher Beleuchtung (im Herbst) bleiben aber am Fenster cultivirte Exemplare positiv heliotropisch dem Licht zugewandt. Analog verhalten sich, soweit die Mittheilungen einen Einblick gestatten, die bei genügender Beleuchtung plagiotrope Stellung annehmenden Stengel von Lysimachia nummularia, Polygonum aviculare[13], die Ausläufer von Fragaria canadensis[14] und andere von Frank und de Vries beobachtete Pflanzen. Ferner hat Wiesner[15] dasselbe Verhalten an verschiedenen Pflanzen beobachtet, so an den Stengeln von Urtica dioica, Galium verum, mollugo, Cichorium intybus, am epicotylen Glied von Phaseolus multiflorus, an den Zweigen von Cornus mas, Acer campestre und anderen Holzpflanzen. An den meisten dieser Pflanzen war in jüngeren Internodien positiver Heliotropismus nachweisbar. Ferner werden die anfangs positiv heliotropischen Blüthenstiele von Linaria cymbalaria nach der Befruchtung negativ heliotropisch, und ähnlich verhalten sich die Blüthenstiele von Helianthemum vulgare[16].

---

1) De Bary u. Woronin, Beiträge zur Morphologie u. Physiol. d. Pilze, Heft 3, p. 10.

2) Bot. Ztg. 1876, p. 505. — Duchartre, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 779.

3) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 289.

4) Nach Kraus (l. c.) ist dagegen Mucor stolonifer nicht merklich heliotropisch. Uebrigens ist in den Untersuchungen der von dem Substrat ausgehenden Richtkraft keine Rechnung getragen; vgl. darüber II, § 73.

5) Vines, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 134. — Weitere Lit. über Heliotropismus von Pilzen findet sich in den citirten Arbeiten, ferner bei Sorokin, Bot. Jahresb. 1874, p. 214; Fischer v. Waldheim, ebenda 1875, p. 779.

6) Hofmeister, l. c., p. 289.

7) Pfeffer, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. 1, p. 88.

8) Leitgeb, Studien über die Entwicklung d. Farne 1879, p. 7; Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad., Bd. 80, Abth. 1. Vgl. auch die p. 165 citirten Arbeiten von Bauke und Prantl.

9) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 293. 10) Linnaea 1843, Bd. 17, p. 512.

11) Botan. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 171.

12) Experimentalphysiol. 1865, p. 41; Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 271.

13) Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 20, 52 u. s. w.; vgl. II, § 74.

14) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 235 u. 271.

15) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 35. Vgl. auch H. Müller, Flor 1876, p. 93.

16) Wiesner, l. c., p. 72. Den negativen Heliotropismus der Blüthenstiele von Linaria fand Hofmeister (Pflanzenzelle, p. 292). — Nach Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen

Diesen Erfahrungen schliesst sich der negative Heliotropismus der plagiotropen Sprosse von Epheu an, welcher gleichfalls erst in schon etwas älteren Internodien eintritt, und wenn Sachs[1]) unentschieden lässt, ob in jungem Zustande die Triebe positiv heliotropisch sind, so kommt doch positiver Heliotropismus unzweifelhaft dem hypocotylen Glied zu, das weiterhin gleichfalls negativ heliotropisch reagirt. Die Sprosse von Epheu werden aber durch die einseitige Beleuchtung dorsiventral und die stärker beleuchtete Seite erweist sich nun epinastisch. Indess ist diese Induction nur vorübergehend (vgl. II, p. 168), und wenn die bisherige Schattenseite stärker beleuchtet wird, wenden sich die Sprosse allmählich wieder vom Lichte hinweg und erreichen, hinter einem Fenster postirt, nöthigenfalls eine horizontale Lage. Jedenfalls ist die inducirte Epinastie ein bei dem Wegwenden vom Licht mitwirkender Factor, dessen Antheil an der thatsächlich stattfindenden Krümmung noch nicht bestimmt ist.

Da nun aber auch ohne eine morphologisch wahrnehmbare Dorsiventralität eine entsprechende physiologische Differenz bestehen könnte, so ist leicht einzusehen, dass Photonastie und Heliotropismus unter Umständen nur schwierig oder auch gar nicht auseinander zu halten sind. Denn die dorsiventrale Induction könnte so wenig fixirt sein, dass sie nach Aufhören der einseitigen Beleuchtung schnell verschwindet, und die vom Licht abhängige und mit der einseitigen Beleuchtung vergängliche Induction wäre dann zugleich die Ursache der heliotropischen Krümmung. Trotz dieser Grenzfälle wird man aber doch, so weit es angeht, Photonastie und negativen Heliotropismus zu unterscheiden haben, in den Fällen aber, in welchen ohne nachweisliche (physiologische) Dorsiventralität Heliotropismus zu Stande kommt, müssen wir gemäss den empirischen Erfahrungen von heliotropischen Wirkungen sprechen. Das trifft nun auch für die oben angeführten Beispiele von negativem Heliotropismus der Wurzel zu, da die bezüglichen, normal aufrecht wachsenden Stengeltheile radiär gebaut sind, während allerdings eine gewisse Dorsiventralität an den Ausläufern besteht[2]) und an den in schiefer Stellung, resp. einseitiger Beleuchtung dauernd gehaltenen Sprossen vielleicht allgemeiner bemerklich ist. Aus diesen Erwägungen, im Verein mit den Erfahrungen an den nachweislich für gewisse Zeit dorsiventral inducirten Objecten, mögen vielleicht einmal Haltepunkte gewonnen werden, die zur Aufhellung der Fälle beitragen können, in denen der positive Heliotropismus mit Ausbildung der Internodien einem negativen Heliotropismus Platz macht.

Ob die oben erwähnten Stengel, die erst bei starkem Licht, z. Th. erst bei Sonnenlicht, sich negativ heliotropisch zeigen, in denselben Zonen positiv heliotropisch bei schwächerer Beleuchtung reagiren, wie es nach einigen Angaben scheint, dürfte erst durch erneute Untersuchungen zu entscheiden sein. Für die Ranken von Vitis und Ampelopsis gibt übrigens Wiesner[3]) an, dass sie bei schwachem einseitigen Licht positiv, bei starkem Licht negativ heliotropisch sich krümmen. Ebenso würde nach Stahl[4]) ein in Erde wurzelnder Faden von Vaucheria bei schwachem Licht sich positiv, bei starkem sich negativ heliotropisch krümmen und in eine zum Licht senkrechte Lage sich stellen. Ob hier ein Fall von Dia-

---

1881, p. 369) sind die Blüthenstiele von Cyclamen persicum negativ heliotropisch. — Blüthenstiele anderer Pflanzen, so die einseitswendigen Blüthenstände von Papilionaceen und Labiaten, fand Wiesner (l. c., p. 65) auch bei starker Beleuchtung positiv heliotropisch. — Die Annahme von N. J. C. Müller (Botan. Unters. 1872, Bd. 1, p. 59), dass alle Pflanzentheile je nach der Lichtintensität positiven oder negativen Heliotropismus ergeben, wird durch die empirischen Erfahrungen nicht bestätigt.

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, p. 266. Dieser Arbeit sind auch die übrigen Angaben über Epheu entnommen. Wie weit andere dorsiventral inducirbare Sprosse sich anschliessen, ist noch zu untersuchen.

2) Vgl. Sachs, l. c., p. 261.

3) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 38. — Nach C. Kraus (Flora 1880, p. 78) sollen auch Epheusprosse gegen schwächeres Licht positiv heliotropisch sein, doch lässt die Mittheilung nicht ersehen, ob das Beobachtete nicht anders gedeutet werden muss.

4) Bot. Ztg. 1880, p. 412. — Sachs (Experimentalphysiol. 1865, p. 97) und Frank (Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 97) geben für Vaucheria nur positiven Heliotropismus an. — Ueber Stellungsänderungen mit der Lichtintensität bei Closterien, Mesocarpus, Diatomeen, Schwärmsporen, gewissen Chlorophyllkörpern vgl. § 78.

heliotropismus vorliegt, d. h. ob diese Stellung ohne Mitwirkung von Geotropismus und anderen Factoren zu Stande kommt, kann ich aus Stahl's kurzer Mittheilung nicht ersehen.

Die gegenüber verschiedenen Helligkeitsgraden entgegengesetzte Krümmung von laubigen Lebermoosen und Farnprothallien ist offenbar Resultante aus verschiedenen Lichtwirkungen. Es stellen sich nämlich die im Dunkeln oder in sehr gedämpftem Licht entwickelten vergeilten Thalluslappen mehr oder weniger senkrecht, und diese krümmen sich dann bei nur schwacher einseitiger Beleuchtung dem Lichte entgegen, während sie bei stärkerer Beleuchtung sich im Sinne des negativen Heliotropismus bewegen und eine plagiotrope Stellung annehmen[1]) Die volle Dorsiventralität dieser vergeilten Thalluslappen kommt nämlich erst bei einer gewissen Helligkeit zur Ausbildung, und eben hierdurch, sowie durch die davon abhängige photonastische Wirkung werden die Objecte von der Lichtquelle hinweggekrümmt. Es würde dieses auch dann noch geschehen, wenn (was übrigens noch unbekannt ist) ein zu schwacher positiver Heliotropismus entgegenwirkte, der bei nur schwachen Lichtgraden offenbar deshalb eintritt, weil Dorsiventralität nicht ausgebildet wird. Dass es, wie Hofmeister fand, spezifisch verschiedener Lichtintensität bedarf, um den positiven Heliotropismus in die entgegengesetzte Bewegung überzuführen, ist als eine Folge ungleicher Empfindlichkeit leicht verständlich.

Wie mehrfach bemerkt, sind übrigens die heliotropischen Eigenschaften obiger und anderer entschieden dorsiventraler Organe noch näher aufzuhellen. Es gilt dieses auch für dorsiventrale Jungermannien, Laubmoose, Selaginellen[2]), die gleichfalls ihrer Wegwendung vom Lichte halber als negativ heliotropisch bezeichnet werden. Aehnliche Fragen wie hinsichtlich des Thallus von Marchantia, sind ferner hinsichtlich des Heliotropismus der Laubblätter[3]) zu entscheiden. Diese Objecte krümmen sich, wenn ihre Unterseite etwas stärker beleuchtet wird, dem Lichte zu, sind also der Bewegung nach positiv heliotropisch, entschieden ist aber noch nicht, welche heliotropische Reaction eine auf die Oberseite fallende einseitige Beleuchtung erzielt. Trifft einseitige Beleuchtung eine Blattkante, so scheint, sofern nicht eine Torsion des Blattes eintritt, eine sichelförmige Krümmung durch positiven Heliotropismus häufiger zu Stande zu kommen.

Methodisches.

§ 63. Heliotropische Krümmungen kommen bekanntlich an den hinter einem Fenster stehenden Pflanzen häufig genug zu Stande, dreht es sich aber darum, eine wirksamere einseitige Beleuchtung zu erzielen, so ist dieses leicht durch Ueberdecken mit einem innen geschwärzten Cylinder zu erreichen, der nur durch einen Spalt Licht auf die Pflanze fallen lässt. Zur Erzielung constanter Beleuchtung ist die Verwendung von künstlichem Licht geboten. Mit Leuchtgas lässt sich, sofern dieses qualitativ gleichartig ist, unter Verwendung eines guten Gasdruckregulators eine Flamme von zufriedenstellender Constanz der Leuchtkraft erhalten[4]).

---

1) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 294; Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 236. — Beobachtungen über die durch Licht erzielten Richtungsbewegungen von Farnprothallien finden sich in den II, p. 165 angeführten Arbeiten von Leitgeb, Bauke und Prantl. An dieser Stelle ist auch mitgetheilt, dass die Dorsiventralität der Prothallien durch Licht umgewendet werden kann. — Hier sei noch erwähnt, dass es kein Zeichen für positiven Heliotropismus ist, wenn ein dem Substrat anliegender Thalluslappen mit seinem Scheitel dem Lichte entgegen wächst. Vgl. Sachs, l. c., p. 235, u. II, § 74.

2) Beobachtungen bei Hofmeister, l. c. — Das Verhalten des Protonemas von Laubmoosen ist auch noch aufzuhellen; vgl. Sachs, l. c., p. 256.

3) Mittlerweile theilte Fr. Darwin (Journal of Linnean Soc. 1881, Bd. 18, p. 420) Beobachtungen mit.

4) Ausgedehnt verwandte solche Flammen Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen 1878, I, p. 35. Die heliotropische Wirkung künstlichen Lichtes ist übrigens länger bekannt; vgl. Hervé-Mangon, Compt. rend. 1861, Bd. 53, p. 243.

Zur Erzeugung geotropischer Krümmungen hat man die Pflanzen in eine von ihrer Normalstellung abweichende Lage zu bringen, also z. B. vertical aufwärts wachsende Pflanzentheile horizontal oder auch mit der Spitze nach abwärts aufzustellen. Zur Demonstration kann man u. a. Keimpflanzen in dampfgesättigter Luft aufstellen, doch empfiehlt es sich hierbei, sofern der Versuch etwas länger ausgedehnt werden soll, die nicht krümmungsfähigen Partien mit dauernd nass gehaltenem Fliesspapier zu umwickeln. Abgeschnittene Zweigstücke steckt man vortheilhaft in nassen Sand, der an der einen Seite eines mit Deckel verschliessbaren Zinkkastens angehäuft ist. Um in Erde zu beobachten ist es vortheilhaft, wie schon p. 299 (Bd. II) erwähnt wurde, durchlöcherte Zink-[1]) oder Holzkästen zu nehmen, an denen eine oder zwei Breitseiten von einer Glasscheibe gebildet werden, hinter der die Wurzeln u. s. w. postirt sind.

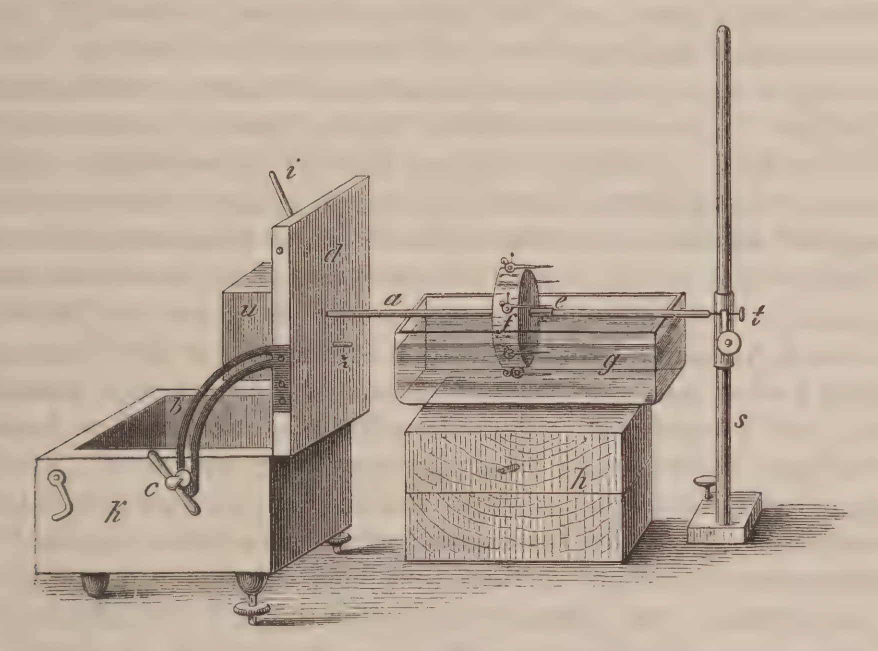


Fig. 33. *i* ist der zum Aufziehen der Uhr dienende Hebel; *h* sind untergestellte Holzklötze. — Um ein ruckweises Drehen zu vermeiden, das jede Pendel- und Ankeruhr hervorbringt, dient mir ein durch Flügel regulirter, übrigens ähnlich gebauter Apparat, der Drehungen sehr verschiedener Schnelligkeit herzustellen gestattet.

Die Verhinderung geotropischer Krümmung ist durch langsame Rotation einer horizontalen Achse erreichbar, denn wenn man z. B. eine Keimpflanze in horizontaler Lage sich langsam und gleichmässig um ihre eigene Längsachse drehen lässt, ist das Object in jeder Lage gleich lange und gleich stark der auslösenden Wirkung der Schwerkraft ausgesetzt und eine Krümmung kommt nicht zu Wege. Eine solche wird aus gleichem Grunde auch vermieden, wenn eine Keimpflanze senkrecht gegen eine horizontale Achse befestigt ist und mit der Rotation dieser also eine verticale Ebene beschreibt. Ebenso stellt sich Heliotropismus nicht ein, wenn ein aufrecht stehender Blumentopf langsam um seine Achse rotirt, das aufrecht stehende Stämmchen einer Pflanze folglich gleich stark von dem einseitig einfallenden Licht afficirt wird. Mit Apparaten, die eine Drehung in 10 bis 40 Minuten bewerkstelligen, erreicht man obigen Zweck und vermeidet, dass eine ins Gewicht fallende Centrifugalwirkung erzeugt wird.

1) Vgl. Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 387.

Ein als vortheilhaft befundener Apparat[1]) ist in Fig. 33 dargestellt. Als Triebkraft dient ein Anker-Uhrwerk (*u*) mit sehr starker Feder, das an dem Deckel *d* befestigt ist, aus welchem auf der andern Seite 2 Zapfen (*z*) hervorsehen, die sich mit verschiedener Schnelligkeit (15 und 30 Minuten) drehen. Auf einen dieser Zapfen ist die dünne Messingachse *e* aufgeschoben, die anderseits auf dem Zapfen *t* ruht. Wird der schwere Kasten *k* durch Umlegen des Deckels (*d*) geschlossen, so stehen die Zapfen vertical, und nach Aufstecken eines Tischchens können Blumentöpfe u. s. w. aufgestellt und gedreht werden. Mit Hülfe des Bügels *b* und der Klemmschraube *c* kann der Deckel auch in schiefer Lage festgehalten und die Achse *e* in geneigte Stellung gebracht werden. Zu dem Ende ist das Lager bei *t* mit nickendem Gelenk versehen und an der massiven Säule *s* verschiebbar. In der Figur ist mittelst des durch Schraube anklemmbaren Schiebers *e* auf die horizontale Achse ein Kork (*f*) geschoben, an dem Keimpflanzen befestigt sind, die während der Drehung theilweise in dem Wasser des Troges *g*, theilweise in Luft sich befinden, welche durch Ueberstülpen eines mit entsprechendem Schlitz für die Achse (*e*) versehenen Glaskäfigs feucht erhalten wird. Uebrigens können auch mit Glasscheibe versehene Culturkästen u. s. w. angebracht werden, denn bei einigermaassen symmetrischer Vertheilung der Last darf diese selbst bei horizontaler Achse einige Kilo erreichen.

Wie Schwerkraft wirkt auch Centrifugalkraft, d. h. unter dem auslösenden Einfluss dieser stellen Keimpflanzen sich senkrecht gegen die Rotationsachse, die Wurzel nach Aussen gekehrt. Dieses Resultat, ferner der Umstand, dass in Richtung des Lothes nur eine Kraft wirksam ist, dass ferner überall auf der Erde Stengel und Wurzel sich in derselben Weise vertical stellen, kennzeichnen als unzweifelhafte Veranlassung dieses Erfolges die Schwerkraft. Zur Erzielung von Centrifugalwirkung dürften sich für Institute am meisten Gas- oder Wassermotoren empfehlen. Der im Tübinger Institut befindliche Apparat[2]) erlaubt, der Rotationsachse zwischen vertical und horizontal jede beliebige Lage zu geben, und gestattet, von einem Wassermotor (bis 0,4 Pferdekraft) betrieben, auch mit etwas grösseren Lasten zu arbeiten. Die Gründe, aus denen es unter Umständen vortheilhaft ist, den Versuchsobjecten einen erheblichen Abstand von der Rotationsachse zu geben, sind an dem angegebenen Orte nachzusehen[3]). Statt der von Dr. Schwarz angewandten Stangen kann man der Rotationsachse auch Scheiben und Kästen aufsetzen, und je nach den Zwecken lassen sich die Versuchsobjecte in Sägespänen, Wasser oder in Luft halten.

Liegt die Rotationsachse horizontal, so ist zugleich die Wirkung der Schwerkraft eliminirt, während bei verticaler Stellung der Rotationsachse Centrifugalkraft und Schwerkraft influiren. Demgemäss stellen sich Keimpflanzen mehr

---

1) Sachs (Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 217) nennt einen solchen Drehapparat »Klinostat«.

2) Abbildung und Beschreibung in den Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen 1881, Heft 1, p. 57.

3) Nach der bekannten Formel über Centrifugalkraft ist diese dem Radius direct und dem Quadrate der Umlaufszeit umgekehrt proportional. Wird also eine bestimmte Schwungkraft durch Verlängerung des Radius erzielt, so wird die wachsende Wurzelspitze mit Entfernung vom Rotationscentrum nicht in dem Maasse dem Einfluss stärkerer Centrifugalkraft ausgesetzt, als es bei Erreichung derselben Schwungkraft mit kleinerem Radius der Fall sein würde.

oder weniger in Richtung der Resultante beider und werden um so mehr der horizontalen genähert, je ansehnlicher die Centrifugalwirkung ist[1]). Die bei anderer Achsenneigung, sowie die bei intermittirender, resp. unregelmässiger Rotation eintretenden Erfolge sollen hier nicht discutirt werden[2]).

Eine gleichzeitige Eliminirung geotropischer und heliotropischer Krümmung lässt sich mit dem in Fig. 33 abgebildeten Apparate erhalten, indem die langsam rotirende horizontale Achse parallel zum Fenster gestellt wird[3]). Zwar kommen jetzt die Versuchsobjecte, die etwa auf einem Brod- oder Torfwürfel cultivirt werden, abwechselnd auf Licht- und Schattenseite, doch ist bei den senkrecht gegen das Substrat und die Achse gerichteten Objecten die Lichtwirkung symmetrisch vertheilt. An den parallel der Achse und senkrecht gegen die Substratflächen des Brod- oder Torfwürfels gerichteten Pilzfäden und Keimpflanzen konnte Sachs dagegen eine schwache heliotropische Beugung bemerken, die offenbar durch den von der Achse geworfenen Schatten veranlasst war.

Um bei Eliminirung des Geotropismus heliotropische Wirkungen zu erzielen, kann man die lothrecht gegen die horizontale Drehachse gerichteten Objecte so aufstellen, dass deren Längsachse senkrecht von einseitigem Licht getroffen wird, welches von einem Heliostaten oder von einer Lampe geliefert wird. Unter solchen Umständen konnte Wiesner an manchen wenig gegen Licht empfindlichen Pflanzen noch Heliotropismus erzielen, an denen dieser, des überwiegenden richtenden Einflusses der Schwerkraft halber, sonst nicht deutlich hervortrat[4]).

Liegen nicht gerade, sondern schief gerichtete oder gekrümmte Pflanzen vor, so bedarf es, um einen Ausschluss von Heliotropismus und Geotropismus zu erreichen, unter Umständen besonderer Maassregeln, die hier nicht weiter beleuchtet werden sollen.

Wurden auch schon von Hunter[5]) in einem rotirenden Fass Samen zum Keimen gebracht, so hat doch erst Knight[6]) Versuche ausgeführt, in denen erwiesen wurde, dass die Centrifugalkraft auf die Pflanzenbewegungen wie Schwerkraft wirkt. Von diesem ausgezeichneten Forscher wurde die Schwerkraft richtig als Ursache der Aufwärts-, resp. Abwärtskrümmung von Stengel, resp. Wurzel erkannt, während bei früheren Autoren ein solcher Causalzusammenhang entweder gar nicht oder doch nicht bestimmt angenommen und durch Thatsachen gestützt ist[7]). In principieller Hinsicht bieten die Rotationsversuche von

---

1) Vgl. Wigand, Botan. Untersuchungen 1854, p. 149; Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 111.

2) Vgl. Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 107. — Ueber die Bedeutung des mit der Centrifugalkraft gesteigerten statischen Moments vgl. II, § 68.

3) Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 216.

4) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 55; 1880, II, p. 76; H. Müller, Flora 1876, p. 67. — In diesen und anderen Fällen ist den autonomen Nutationen Rechnung zu tragen. Bei pendelartigen Nutationen wird am besten die Aufstellung so gewählt, dass Licht oder Schwerkraft senkrecht gegen die Nutationsebene gerichtet sind. Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 405; Wiesner, Die undulirende Nutation d. Internodien 1878, p. 7, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 77, Abth. 1.

5) Nach de Candolle (Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 556). Das Original (Transact. Soc. Imp. med. 1800, II) kenne ich nicht.

6) Philosoph. Transactions 1806, I, p. 99. Knight benutzte ein Wasserrad und stellte Rotationsversuche um horizontale und verticale Achse an.

7) Vgl. die Lit. bei Cisielski, Unters. über die Abwärtskrümmung d. Wurzel 1871 (Dissert.). Diese Arbeit ist, jedoch ohne die ausführliche Literaturübersicht, auch in Cohn's Beiträgen zur Biologie 1871, Bd. 1, Heft 2, enthalten.

Dutrochet, Wigand, Hofmeister[1]) nichts Neues, und wenn auch von den beiden zuerst genannten Forschern langsame Rotation um horizontale Achse angewandt wurde, so erkannten sie dieselbe doch nicht als Mittel, um geotropische Krümmungen zu eliminiren. Richtig gewürdigt und in Verwendung gezogen wurde diese Methode erst durch Sachs. Allerdings war in Knight's Versuchen mit schneller Rotation um horizontale Achse die Schwerkraft eliminirt, indess zugleich Centrifugalwirkung an deren Stelle getreten.

Mechanik der heliotropischen und geotropischen Bewegungen.

§ 64. Die Befähigung zu heliotropischen und geotropischen Krümmungen erlischt in den meisten Organen mit dem Wachsthum, erhält sich aber noch weiterhin in den nyctitropische Bewegungen ausführenden Gelenken und in den Knoten der Grashalme. Während aber in den Gelenken wie die nyctitropischen, so auch die geotropischen und heliotropischen Bewegungen ohne Wachsthum (vgl. Bd. II, p. 295) zu Stande kommen, vermittelt letzteres die geotropische Krümmung in den Grasknoten, die, nach dem Einstellen des Wachsthums in verticaler Lage, noch längere Zeit geotropische Wachsthumsfähigkeit bewahren, bis endlich mit höherem Alter auch diese Eigenschaft verloren geht.

Ohne Wachsthum werden also Richtungsbewegungen nur in den Bewegungsgelenken ausgeführt; so weit bekannt, sind aber sämmtliche zu nyctitropischen Bewegungen befähigten Blattgelenke von Leguminosen, Oxalideen u. a. geotropisch und heliotropisch empfindlich, und zwar haben die bisherigen Erfahrungen nur negativen Geotropismus und positiven Heliotropismus ohne Wachsen kennen gelernt. Ferner sind Richtungsbewegungen ohne Wachsthum nur für Gewebecomplexe, nicht für einzellige und auf dem Querschnitt einzellige Objecte bekannt[2]), die, nach den freilich noch spärlichen Beobachtungen, nur so lange sie wachsen, geotropisch oder heliotropisch reagiren.

Geotropismus und Heliotropismus mit und ohne Wachsen sind aber in causaler Hinsicht innig verkettet, da in beiden Fällen die Ursache der Bewegung in Turgorkräften liegt, die in den Gelenken nur Dehnung elastischer Membranen, in andern Gewebecomplexen aber Wachsthum erzielen. Dass demgemäss in jugendlichen Gelenken mit der Bewegung ein gewisses Wachsthum verknüpft ist, dass ferner an umgekehrten Bohnenpflanzen das nun erdwärts gewandte active Schwellgewebe als Folge der excessiven geotropischen Beugung ein gewisses Wachsthum erfährt, ist schon erwähnt[3]), und weiterhin werden wir noch erfahren, wie in durch Wachsthum sich krümmenden Geweben die durch Turgorkraft erzielte Dehnung die Ursache des Wachsens wird, das auch in den Grasknoten durch eine geotropisch erzielte Steigerung des Turgors veranlasst wird (Bd. II, § 66).

Die Grasknoten sind länger zu geotropischen Krümmungen befähigt, weil ihre Zellwandungen viel später, als die übrigens in der Jugend geotropischen

---

1) Vgl. die Kritik bei Sachs, l. c., p. 210. — In Dutrochet's Versuchen mit langsamer Rotation drehte sich die Achse nicht mit gleichförmiger Schnelligkeit. — Cisielski (Cohn's Beiträge, l. c., p. 8) benutzte eine aufwärts zielende Centrifugalkraft, indem er ein aufwärts gerichtetes Pendel schnelle Schwingungen machen liess.

2) Pfeffer, Osmot. Untersuchungen 1877, p. 208.

3) Vgl. II, § 15. — Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 139.

Internodien der Halme, eine zum Wachsen ungeeignete Beschaffenheit annehmen [1]. In analoger Weise bevorzugt sind auch an nicht wenigen andern Pflanzen die längere Zeit wachsenden und wachsthumsfähig bleibenden Partien der Stengelknoten, die wie bei Tradescantia, Polygoneen, Sileneen öfters durch Anschwellung sich bemerklich machen [2]. Nach dem Horizontallegen richten sich solche Stengel wesentlich durch geotropische Krümmung in den Gelenken auf, doch wirken auch gewöhnlich Beugungen in den Internodien mit, wie es auch zutrifft, wenn Grashalme zum Experimente genommen werden, deren Internodien noch im Wachsthum begriffen sind. Auch bei heliotropischen Krümmungen kann man die Bevorzugung der Knoten bei Sileneen u. s. w. wahrnehmen. Ob bei diesen die Krümmungsfähigkeit noch bleibt, nachdem bei aufrechter Stellung das Wachsthum aufhörte, ist noch nicht näher untersucht [3].

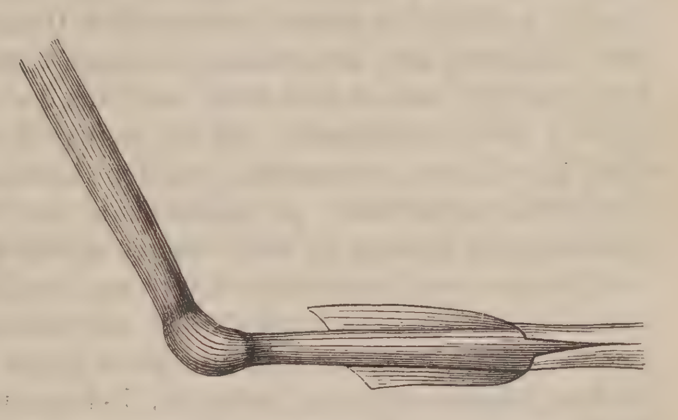


Fig. 34. Der zuvor gerade Halm von Triticum vulgare hat, horizontal mit dem unteren Ende in feuchten Sand gesteckt, in 24 Stunden die in der Figur dargestellte Krümmung im Gelenke ausgeführt.

In nicht wachsenden Gelenken und in den wachsenden Grasknoten (Fig. 34) vollzieht sich die Krümmung, durch welche das Blatt oder der Grashalm unter Umständen um mehr als 60 Grad bewegt wird, in einer nur einige Millimeter langen Zone, die demgemäss zu einem oft kleinen Krümmungsradius gebogen wird. In der Natur wird übrigens die Aufrichtung gelagerter Gräser gewöhnlich durch gleichzeitige Krümmung in zwei oder einigen Knoten vermittelt, und häufig genug dient dieses Mittel dazu, niederliegende Grashalme in verticale Stellung zurückzuführen. Begreiflicherweise fällt der Krümmungsradius gewöhnlich nicht so klein aus, wenn eine längere wachsende Zone die Bewegung bewerkstelligt, doch wird z. B. die geotropische Abwärtskrümmung senkrecht aufwärts gerichteter Wurzeln in einem sehr scharfen Bogen vollführt.

Die Längendifferenz der concaven und convexen Kante fällt natürlich um so ansehnlicher aus, je weiter die Krümmung fortschreitet und je dicker das Object ist. Dabei nimmt nicht in Gelenken, wohl aber in wachsenden Organen

---

1) Ueber die geotropischen Krümmungen der Grasknoten vgl. Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 204; de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 473. Anatomisches ausserdem bei Schwendener, Das mechan. Princip im anatom. Bau d. Monocotylen 1874, p. 92.

2) Die bevorzugte geotropische Krümmungsfähigkeit an den Stengelknoten von Mercurialis bemerkte Bonnet, Nutzen d. Blätter 1762, p. 68. Ueber das Verhalten d. Knoten einiger Pflanzen vgl. de Vries, l. c., p. 476. Bei Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II, p. 32, sind auch Mittheilungen über die heliotropische Empfindlichkeit der Knoten zu finden.

3) Nach Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 285; Bot. Ztg. 1869, p. 95) sollen ausgewachsene Blattstiele des Epheus noch geotropisch krümmungsfähig sein, was indess von Frank (Bot. Ztg. 1868, p. 614) bestritten wird. Ebenso dürfte die Angabe Hofmeister's (Pflanzenzelle, p. 289) zu prüfen sein, dass in Blattstielen von Epheu und in Wurzeln von Ranunculus aquatilis nach dem Auswachsen noch heliotropische Krümmungen hervorgerufen werden.

die neutrale Achse an Länge zu, und während so bei Gelenken die Concavseite immer verkürzt wird, hängt es, wie Bd. II, § 41 und 56 hervorgehoben, von verschiedenen Umständen, so namentlich von der mittlern Wachsthumsschnelligkeit, der Krümmungsgrösse, der Dicke der Objecte ab, ob in wachsenden Theilen die concav werdende Flanke kürzer oder länger wird, oder ihre Länge während der Krümmung nicht ändert.

Wie aus den unten angeführten Beobachtungen verschiedener Forscher hervorgeht, wird bei der geotropischen Krümmung in Grasknoten die Concavseite immer verkürzt und mässigere Verkürzung häufiger bei geotropischer und heliotropischer Beugung in nicht zu schnell wachsenden Pflanzentheilen beobachtet, während in schnell wachsenden Organen gewöhnlich auch die Concavseite während der Krümmung verlängert wird. Dass dieses in Wurzeln als Regel zutrifft, erklärt sich wohl auch aus der verhältnissmässig geringeren Verholzung der Gefässbündel, die als passive Gewebe, sofern sie die Krümmung nicht überhaupt verhindern, ein den Gelenken sich um so mehr annäherndes Verhältniss herstellen, je ansehnlicher der Widerstand wird, den sie dem Wachsen der activen Gewebe entgegensetzen. Die gleichzeitige Verlängerung von Concav- und Convexseite kann man mit Hofmeister[1]) demonstriren, indem man z. B. ein gerades Stengelstück mit seinen beiden Enden unverrückbar auf eine Glasplatte befestigt und nun diese gegen das Licht wendet (oder horizontal, das Stengelstück abwärts, aufstellt). In Folge heliotropischer (oder geotropischer) Wirkung hebt sich dann das Stengelstück von der Platte ab und zu dem Ende musste natürlich die dieser zugewandte concave Seite entsprechend wachsen.

Wie in den Gelenken kommen auch an Grasknoten bei genügender Krümmung durch Compression der Gewebe auf der Concavseite Faltungen zu Wege, die auch an Stengeln bei heliotropischer oder geotropischer Krümmung zuweilen in merklicher Weise erzeugt werden.

Gegenüber der Wachsthumsschnelligkeit geradlinig fortwachsender Organe wurde in allen Versuchen eine entschiedene Verlangsamung der Zuwachsbewegung auf der in Folge positiver und negativer geotropischer oder heliotropischer Krümmung concav werdenden Seite beobachtet. Nach den bisherigen Beobachtungen erfährt die convexe Flanke durchgehends eine geringere Wachsthumsbeschleunigung, und in manchen Versuchen blieb es zweifelhaft, ob überhaupt eine solche eintrat. Hiernach wird also in den sich heliotropisch oder geotropisch krümmenden Organen die mittlere Wachsthumsschnelligkeit (das Wachsthum der der neutralen Achse entsprechenden Faser) verlangsamt. Dieses Resultat hat sich sowohl in den weiterhin mitgetheilten directen Messungen als auch aus dem Vergleich der Zelllänge ergeben, denn Sachs fand in geotropisch gebeugten Wurzeln die Zellen der Convexseite kaum länger, die der Concavseite aber kürzer, als in den gerade bleibenden Zonen derselben Wurzel.

Aehnliche Verhältnisse dürften wohl für einzellige Pflanzentheile gelten, an denen bisher nicht näher geprüft ist, wie gegenüber der Wachsthumsschnelligkeit gerade bleibender Objecte die Zuwachsbewegung in der Zellhaut auf der Convex- und Cocavseite verändert wird. Auch sind bisher keine einzelligen oder aus

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 86. — Zur Demonstration des Heliotropismus wird man die Glasplatte am besten die Vorderwand eines Kastens bilden lassen.

einer Zellkette gebildeten Objecte constatirt, deren in normaler Lage eingestelltes Wachsthum durch heliotropische oder geotropische Wirkung nochmals veranlasst werden könnte.

In wachsenden Organen fällt die ansehnlichste geotropische und heliotropische Krümmungsfähigkeit vielfach in die Zone der schnellsten Zuwachsbewegung. So wurde es von Frank und Sachs für geotropische Bewegungen von Wurzeln, von Sachs auch für negativ geotropische Stengel gefunden, ein gleiches Resultat erhielt ferner H. Müller für positiv heliotropische Krümmungen von Stengeln und für negativ heliotropische Bewegungen der Wurzeln von Monstera Lennea und Chlorophytum. Mit der Zone ausgiebigsten Wachsthums fällt dagegen nicht der erst in etwas älteren, jedoch noch wachsenden Stengeltheilen von Tropaeolum u. a. eintretende negative Heliotropismus zusammen, während der positive Heliotropismus dieser Objecte in jüngern und schnell wachsenden Partien ausgeführt wird[1]. Auch lehren u. a. junge Grashalme, dass die ausgiebigste geotropische Krümmung nicht nothwendig an das schnellste Wachsen in normaler Lage gekettet ist, denn in jener krümmen sich zwar auch die noch wachsenden Internodien, doch wird die ansehnlichste Bewegung durch die in bevorzugter Weise krümmungsfähigen Knoten vermittelt.

In den Stengeln von Tropaeolum u. s. w. sind somit nicht alle wachsenden Partien an der heliotropischen Beugung betheiligt, während nach Sachs in Wurzeln und Stengeln die ganze wachsende Zone an der Krümmung Theil nimmt[2]. Doch muss es immerhin fraglich erscheinen, ob dieses allgemein zutrifft, denn nach Wiesner[3] gilt gleiches auch hinsichtlich des Heliotropismus der Stengel der Keimpflanze von Erbse und Wicke, während bei der gegen einseitige Beleuchtung sehr empfindlichen Kresse ältere noch wachsende Stengeltheile nicht mehr heliotropisch empfindlich sind. Allerdings beugen sich auch letztere an den normal aufrecht stehenden Pflanzen, doch ist dieses Folge des von den überhängenden Partien ausgeübten mechanischen Zuges, denn diese älteren Theile bleiben ungekrümmt, wenn die einseitig beleuchteten Objecte um eine horizontale Achse langsam rotiren und die einseitige mechanische Wirkung damit eliminirt wird.

Die Form des Krümmungsbogens ist von verschiedenen Umständen abhängig, die wir übrigens hier nicht ausgedehnt behandeln können. Insbesondere fällt ins Gewicht, wenn wir von anderen äusseren Eingriffen absehen, die mit der Krümmung veränderliche Lage der Theile gegen die Richtung von Licht oder Schwerkraft, das allmähliche Erlöschen des Wachsthums in älteren Partien und damit zusammenhängend die Verschiebung der Zone maximalen Wachsthums; auch die Dicke der Objecte hat Bedeutung, da, wenigstens bei gleicher

1) Vgl. H. Müller, Flora 1876, p. 93, u. die p. 303 (Bd. II) mitgetheilten Thatsachen. Auf Grund des Zusammenfallens oder Nichtzusammenfallens der Zone stärksten Wachsthums mit der negativ heliotropischen Krümmung möchte H. Müller (p. 70 u. 93) zwei Arten von negativem Heliotropismus unterscheiden. Allerdings ist ja die Besonderheit dieser Fälle zu beachten, eine wirkliche Trennung ist aber auf Grund der derzeitigen Kenntnisse nicht geboten, und jedenfalls würde man mit gleichem Rechte den Geotropismus der Grasknoten und der nur während des Wachsthums zu Richtungsbewegungen befähigten Organe auseinanderreissen können.

2) Vgl. unten p. 315.

3) Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 57, u. 1880, II, p. 6.

Wachsthumsdifferenz der antagonistischen Seiten, natürlich der dünnere Pflanzentheil sich ansehnlicher krümmt[1]). Wir wollen uns hier nur an Objecte halten, in denen die Zone grösster Wachsthumsfähigkeit und Krümmungsfähigkeit zusammenfallen, und als Beispiel einen sich geotropisch aufwärts krümmenden orthotropen Stengel ins Auge fassen, der horizontal gelegt wurde und dessen Spitzentheil allein sich frei bewegen konnte[2]).

Schon die erste Krümmung eines solchen Stengels hat, der ungleichen Krümmungsfähigkeit seiner Zonen halber, nicht eine kreisförmige, sondern eine mehr oder weniger parabolische Form. Mit der Krümmung aber wird der sich erhebende Theil der Verticalen genähert und dem entsprechend mehr und mehr der auslösenden Wirkung der Schwerkraft entzogen. Doch krümmt sich die Spitze über die Verticale hinaus, weil einmal der durch geotropische Wirkung inducirte Zustand noch einige Zeit nachwirkt (II, § 68) und ferner die unteren, noch gegen die Verticale geneigten Zonen fortfahren, sich geotropisch aufzurichten. Auf die über die Verticale hinaus geneigte Spitze wirkt aber nun die Schwerkraft in gerade umgekehrter Weise ein, und so wird erreicht, dass eine rückgängige Bewegung eintritt, welche den Spitzentheil mehr oder weniger gerade richtet. So kommt es, dass die stärkste Krümmung häufig endlich in einer Zone zu finden und fixirt ist, die während der Bewegung nicht gerade die krümmungsfähigste war.

Ist nicht die ganze Bewegungszone, sondern, wie an den Wurzeln, nur die Spitze geotropisch sensitiv (II, § 67), so gestalten sich allerdings die Verhältnisse verwickelter, weil sich die von der Spitze auf die Krümmungszone ausgehenden Impulse und die Nachwirkungen dieser combiniren, doch entsprechen nach den Erfahrungen von Sachs die endlichen Krümmungen der Wurzeln im Allgemeinen den Voraussetzungen, welche sich unter der Annahme ergeben, dass der ganze sich bewegende Theil direct geotropisch empfindlich ist.

Analoges gilt hinsichtlich der heliotropischen Krümmungen[3]), in denen unter normalen Verhältnissen, mit der Ablenkung orthotroper Organe aus der Verticalen, geotropische Wirkungen den heliotropischen entgegenarbeiten. Es ist früher erwähnt (II, p. 307), dass an manchen gegen einseitiges Licht nur wenig empfindlichen Wurzeln Heliotropismus erst mit Eliminirung der geotropischen Richtkraft nachgewiesen werden konnte, umgekehrt dominirt aber auch an lichtempfindlichen Pflanzen vielfach die heliotropische Bewegung derartig, dass die Wirkung des Geotropismus zurückgedrängt wird[4]). Uebrigens können die

---

1) Vgl. Sachs, Flora 1873, p. 328; Arbeit d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 454. Ueber Cotyledonen berichtet Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 437 u. s. w.

2) Für den Fall, dass nicht die Spitze, sondern eine intercalare Zone im Wachsen begriffen ist, wird natürlich der nicht mehr krümmungsfähige Spitzentheil wie ein Zeiger an einem Gelenk bewegt.

3) Nach Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 400) biegt sich bei einseitiger Lichtwirkung zunächst der obere Theil der allein an der Spitze sensitiven Cotyledonen von Phalaris canariensis. Dasselbe geschieht (p. 437) bei geotropischer Krümmung. Der endliche Erfolg entspricht übrigens den im Text entwickelten Principien.

4) H. Müller, Flora 1876, p. 65; Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen 1878, I, p. 54. — Auf das Zusammenwirken dieser Factoren ist zuerst von Dutrochet (Recherch. s. l. structure intime 1824, p. 94 ff.) aufmerksam gemacht worden.

heliotropischen und geotropischen Wirkungen wieder rückgängig gemacht werden, so lange sie nicht durch Wachsthum fixirt sind, und es ist leicht zu beobachten, wie eben heliotropisch gekrümmte Stengeltheile nach Aufhebung der einseitigen Beleuchtung sich wieder gerade strecken[1]).

Auf andere eingreifende Factoren, wie auf autonome Nutationen, auf die durch das Gewicht (resp. die statischen Momente) der Pflanzentheile erzielten mechanischen Wirkungen, gehen wir hier nicht weiter ein. Ebenso lassen wir hier andere äussere Einflüsse ausser Acht, die unter natürlichen Verhältnissen oft mitwirkend eingreifen (vgl. II, § 69 u. 74).

Die Schnelligkeit, mit der eine geotropische oder heliotropische Bewegung bemerklich und ausgeführt wird, schwankt nach den spezifischen Eigenschaften der Objecte innerhalb weiter Grenzen. In Versuchen von Sachs[2]) wurden u. a. horizontal gelegte dünnere Stengel in 3—5 Stunden, dickere Stengel in 24—36 Stunden geotropisch aufgerichtet, und die Spitze des hypocotoylen Gliedes von Beta vulgaris durchlief in einem Experimente Darwin's[3]) unter gleichen Umständen einen Winkel von 109 Grad in 3 Std. 8 Min. Den Anfang heliotropischer Bewegung konnte Darwin[4]) bei mikrometrischer Messung an den übrigens empfindlichen Cotyledonen von Phalaris canariensis 4—13 Minuten nach Beginn der einseitigen Beleuchtung beobachten. Die Bewegungsschnelligkeit steigert sich dann bis zu einem Maximum, um weiterhin wieder abzunehmen[5]). Bei schneller heliotropischer oder geotropischer Bewegung rückt wohl die Spitze des Pflanzentheils ziemlich geradlinig fort, während bei langsamerer Bewegung eine gekrümmte Linie von der Spitze beschrieben wird und ein mehr oder weniger ruckweises Vorgehen zu bemerken ist[6]).

Geotropismus. Die Zuwachsbewegung sich geotropisch krümmender und vertikal abwärts wachsender Wurzeln wurde vergleichend von Sachs[7]) studirt. Nachdem auf Wurzeln Marken von je 2 mm Entfernung aufgetragen waren, wurden zwei gleichartige Wurzeln hinter einer dünnen Glimmerwand in lockere Erde gebracht. Die eine Wurzel befand sich in Normalstellung, die andere war horizontal oder vertical aufwärts gerichtet. Nach der geotropischen Krümmung wurden Krümmungsradius und Bogenlängen mit Hülfe eines Glimmerplättchens mit eingeritzter Kreistheilung gemessen und berechnet (vgl. II, p. 88). In einem Versuch mit Vicia faba hatte u. a. die zum Vergleich dienende, normal stehende Wurzel in 14 Stunden in den 4 vorderen Zonen (= 8 mm) einen Zuwachs von 10,5 mm aufzuweisen. Die horizontal gelegte Wurzel bildete einen kreisförmigen Bogen von 135 Grad, und die 4 vorderen Zonen waren auf der convexen Seite um 10,8 mm, auf der concaven Seite um 6,1 mm verlängert, woraus sich ein Zuwachs der Mittellinie von 8,4 mm

---

1) Derartige Beobachtungen schon bei Bonnet, Nutzen d. Blätter 1762, p. 170; Dutrochet, Memoires, Brüssel 1837, p. 320; Payer, Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 2, p. 98, für Wurzeln; H. Müller, l. c., p. 91; Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 396.

2) Flora 1873, p. 327. 3) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 436.

4) L. c., p. 394. — Sehr schnell reagiren auch manche Gelenke gegen einseitiges Licht, z. B. die von Lourea vespertilionis (Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 63 u. 144).

5) H. Müller, Flora 1876, p. 88. Den mit der Bewegung verknüpften Stellungsänderungen gegen das einfallende Licht wurde in diesen Versuchen keine Rechnung getragen. Dagegen sorgte Wiesner (Die heliotrop. Erscheinungen 1878, I, p. 68) dafür, dass die Strahlen fortwährend möglichst senkrecht gegen die Concavität des Bogens fielen, erhielt übrigens ein wesentlich gleiches Resultat wie H. Müller.

6) Darwin, l. c., p. 358 u. 434.

7) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 463.

berechnet. Im Vergleich zu der gerade abwärts gewachsenen Wurzel betrug also die Zuwachsbeschleunigung der convexen Seite 0,3 mm, die Verlangsamung der concaven Seite 4,4 mm, die Verlangsamung der Mittellinie 2,1 mm. Ein ähnliches Resultat wurde auch in anderen Versuchen mit Wurzeln von Faba erhalten.

Zu gleichem Resultate führten die von Sachs [1]) ausgeführten Bestimmungen der Zellenlänge in den gekrümmten und geraden Wurzelstücken. Gemessen wurden die Zellen der zunächst unter der Epidermis liegenden Parenchymschicht auf der convexen und concaven Seite und in den nächst angrenzenden, nicht gekrümmten Theilen. Indem aus den oberhalb und unterhalb der Krümmungszone erhaltenen Werthen das Mittel gezogen wurde, war der, aus den gegen die Spitze abnehmenden Zellenlängen entspringende Fehler möglichst eliminirt. Zugleich wurden die Krümmungsradien der concaven und convexen Seite bestimmt, und aus dem Vergleich dieser mit den bezüglichen Zellenlängen ergab sich, dass die geotropische Krümmung ohne Zelltheilungen ausgeführt war. Um die Differenzen der concaven und convexen Seite möglichst ansehnlich zu machen, wurde durch vertikale Aufrichtung der Wurzeln eine scharfe Abwärtskrümmung erzielt. Aus den mit Vicia faba und Aesculus hippocastanum angestellten Versuchen sei hier das Resultat eines Experimentes mit den dicken Wurzeln der letztgenannten Pflanze mitgetheilt.

Die mittlere Länge der Zellen betrug an der convexen Seite in Theilstrichen des Mikrometers (1 Strich = 0,005 mm):

in der gekrümmten Zone auf		am geraden Stück	
der Convexseite	= 28,1	oberhalb der Krümmung	= 19,0
der Concavseite	= 9,3	unterhalb der Krümmung	= 21,2
Mittel aus beiden	= 18,7	Mittel aus beiden	= 20,1

Die Verlängerung der Zellen auf der Convexseite übertrifft also die mittlere Verlängerung in dem geraden Stück um 28,1—20,1 = 8,0 Striche, die Zellen der Concavseite aber haben sich um 20,1—9,3 = 10,8 Striche weniger verlängert, und das mittlere Wachsthum der gekrümmten Zone bleibt um 20,1—19,1 = 1,0 Strich zurück. Das Verhältniss der Radien des concaven und convexen Bogens wurde zu 1 : 3,0, das der bezüglichen Zellen zu 1 : 3,1 gefunden.

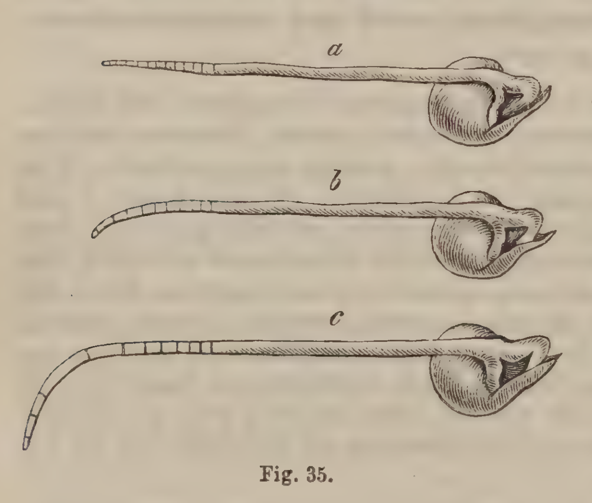


Fig. 35.

Auch Cisielski [2]) hat durch solche Messungen, in denen jedoch nur die Zellen des spitzenwärts gelegenen gekrümmten Stückes zum Vergleich gezogen wurden, gefunden, dass bei der geotropischen Krümmung der Wurzel das Wachsen der convexen Seite gefördert, das der concaven Seite stark verlangsamt wird.

Dass die stärkste Krümmung in der schnellst wachsenden Zone der Wurzel ausgeführt wird, ist schon ohne weitere Messungen aus Fig. 35 zu ersehen. In *a* ist eine Erbse dargestellt, auf deren Wurzel eben 1 mm von einander abstehende Tuschmarken getragen wurden, in *b* ist dasselbe Object nach 7 Stunden, in *c* nach 12 Stunden dargestellt, während welcher Zeit die horizontal aufgestellte Keimpflanze in einem dampfgesättigten Raume gehalten war. Die stärkste Krümmung ist da eingetreten, wo das stärkste Wachsthum durch das Auseinanderrücken der Marken angezeigt wird. Diese Thatsache wurde von Frank [3]) gegenüber Hofmeister [4]) richtig gestellt, nach welchem die Wurzel in der Zone lebhaftester Zellstreckung sich nicht mehr krümmen sollte. Näher wurde dann diese Sache

1) L. c., p. 466.

2) Cohn's Beiträge zur Biologie 1872, Bd. 1, Heft 2, p. 18. Frank (Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 40) constatirte nur die ungleiche Länge der Zellen auf der concaven und convexen Seite.

3) L. c., p. 35. 4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 96.

von Sachs[1]) an Haupt- und Nebenwurzeln verfolgt. Nach diesem Forscher nehmen alle wachsenden Zonen an der Krümmung Theil, doch mag für concrete Fälle auch Frank's Annahme richtig sein, nach der in den nur in geringerem Grade wachsenden Zonen keine Krümmung eintritt.

An sich geotropisch krümmenden Stengeltheilen, namentlich an dickeren Blüthenstengeln, maass Sachs[2]) die Zuwachsbewegung auf der concaven und convexen Seite durch Anlegen einer auf Papier gedruckten Millimetertheilung. Auf diesem Wege wurde das schon oben mitgetheilte Resultat gewonnen. Verkürzung der concaven Seite, die übrigens meist weniger als 1 Proc. betrug, wurde namentlich in langsamer wachsenden älteren Theilen beobachtet und trat entweder bald nach begonnener Krümmung oder auch später ein, nachdem zuvor die Concavseite eine geringe Verlängerung erfahren hatte. An den untersuchten Objecten fand Sachs die ganze wachsende Region, natürlich in sehr ungleichem Grade, an der Krümmung betheiligt.

Ein übereinstimmendes Resultat lieferten auch von Sachs[3]) ausgeführte Versuche, in denen die Längendifferenzen isolirter Rinden- und Markstreifen aus geraden und geotropisch gekrümmten Stengeltheilen verglichen wurden. Als eine Folge des beschleunigten Wachsthums erwies sich ein der Convexseite entnommener Rindenstreif länger, als ein Rindenstreif, der einem sonst gleichartigen, jedoch in verticaler Stellung gebliebenen Stengel entnommen war, während ein von der langsamer gewachsenen Concavseite stammender Rindenstreif kürzer war. Auch ist leicht einzusehen, warum der Längenunterschied zwischen isolirten Rinde- und Markstreifen des gekrümmten Sprosses, gegenüber dem ungekrümmten Spross, für die Rinde der Convexseite verringert, für die Rinde der Concavseite vergrössert war.

Sehr ansehnlich und öfters mit starker Faltenbildung verknüpft ist die Verkürzung der Concavseite in den geotropisch sich aufwärts krümmenden Knoten. In den freilich dicken Knoten von Cinquantinomais fand u. a. Sachs[4]) die Oberseite während der Krümmung von 4,3 mm auf 2,5 mm verkürzt und zugleich die Unterseite von 4,1 mm auf 9,0 mm verlängert. Uebrigens ist auch ein Versuch angeführt, in dem die Oberseite während der Krümmung gleiche Länge bewahrte. Werden die gekrümmten Knoten umgekehrt, so strecken sich dieselben wieder gerade, ihre fernere geotropische Krümmungsfähigkeit ist aber damit erloschen, da sie eben nur begrenzt sich zu verlängern vermögen, übrigens auch mit dem Alter ihre Wachsthumsfähigkeit verlieren.

Auch in den Grasknoten findet Sachs die Verlängerung der Convexseite allein durch Zellstreckung vermittelt und, wie auch in Gelenken, können diese sich verlängernden Zellen an radialem Durchmesser abnehmen, während die comprimirt werdenden Zellen der concaven Seite daran gewinnen. Analoge Gründe führen wohl auch herbei, dass ohne eine Verkürzung der Concavseite die Zellen dieser nach Sachs[5]) an gekrümmten Wurzeln von Vicia faba und Aesculus hippocastanum in radialer Richtung einen etwas grösseren Durchmesser besitzen, als die Zellen der Convexseite. Uebrigens soll nach Cisielski[6]) auch das Umgekehrte vorkommen, und als endlicher Erfolg der in der Convexseite energischer thätigen Wachsthumskräfte ist solches immerhin denkbar. Ein Erfolg dieses gesteigerten Wachsthumsbestrebens ist es ja auch, wenn an horizontal gelegten, aber gewaltsam an der Beugung gehinderten Grasknoten die Unterseite durch Wachsthum wulstartig anschwillt[7]).

Heliotropismus. Dass positiv heliotropische Krümmungen in der wachsenden Region ausgeführt werden, wurde von Sachs[8]) hervorgehoben. H Müller constatirte dann[9]) im Näheren, dass die ansehnlichste positiv heliotropische Beugung mit der Zone stärksten

---

1) L. c., p. 440, 454, 612. — Aehnliche Resultate lieferten auch die Versuche von N. J. C. Müller, Bot. Ztg. 1869, p. 390, u. Cisielski, l. c., p. 4.

2) Flora 1873, p. 324.

3) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 193. — Aehnliche Resultate schon bei Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 507. Vgl. auch Frank, l. c., p. 67.

4) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 206.

5) L. c., p. 462 u. 469.

6) Cohn's Beiträge zur Biologie 1872, Bd. 2, Heft 2, p. 18.

7) De Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 482.

8) Experimentalphysiol. 1865, p. 41. 9) Flora 1876, p. 69 u. 92.

Wachsthums zusammenfällt und übrigens, wie beim Geotropismus, das Wachsthum der Concavseite jedenfalls gehemmt wird. Gegenüber dem mittleren Wachsthum scheint die Zuwachsbewegung der Convexseite beschleunigt zu werden, doch hat Müller diese Frage nicht endgültig entschieden. Zum Belege gebe ich hier den von H. Müller mitgetheilten Versuch mit Valeriana officinalis. Ein abgeschnittener Stengel dieser Pflanze wurde durch Tuschmarken in 20 mm lange Zonen getheilt und dann einseitig beleuchtet. Im Folgenden sind die nach 5 Stunden auf Lichtseite und Schattenseite gemessenen Zuwachse für die aufeinander folgenden Zonen mitgetheilt, und aus den angeführten Werthen ist zu ersehen, dass da, wo die Längendifferenz zwischen Concav- und Convexseite am grössten, die heliotropische Krümmung also am ansehnlichsten war, die grösste mittlere Wachsthumsschnelligkeit sich befand.

Zuwachse pro 20 mm a) der Lichtseite mm	Zuwachse pro 20 mm b) der Schattenseite mm	Differenz b — a mm	Mittl. Wachsth. $\frac{a+b}{2}$ mm
0,5	0,7	0,2	0,6
0,7	1,1	0,4	0,9
1,0	1,7	0,7	1,35
1,0	1,9	0,9	1,45
0,9	1,6	0,7	1,25
0,6	1,1	0,5	0,85
0,4	0,7	0,3	0,55
0,1	0,3	0,2	0,2

Die analogen Resultate, welche H. Müller mit den negativ heliotropischen Wurzeln von Monstera Lennea und Chlorophytum erhielt, sind von demselben nicht näher mitgetheilt. Dieses übereinstimmende Verhalten positiv und negativ heliotropischer Organe ist aber deshalb beachtenswerth, weil bei negativem Heliotropismus gerade das Wachsthum der Schattenseite gehemmt wird, allseitige Beleuchtung in gleicher Weise eine Retardirung der Zuwachsbewegung in positiv und negativ heliotropischen Organen bewirkt (vgl. II, p. 137).

Die Vertheilung der Zuwachsbewegung in der Krümmungszone.

§ 65. Die heliotropischen und geotropischen Bewegungen sind durch die auslösende Wirkung von Licht oder Schwerkraft nur veranlasst, werden aber durch diejenigen mechanischen Mittel ausgeführt, welche überhaupt zur Erzielung von Wachsthums, resp. Dehnungsleistungen in der Pflanze dienen. Diese ausgelösten Arbeitskräfte reichen aber nicht nur aus, die in der Bewegung nöthige innere, sondern auch noch eine erhebliche äussere Arbeit zu leisten. Denn der sich geotropisch aufwärts krümmende Blüthenschaft, Grashalm u. s. w. hebt dabei die oft erhebliche Last der oberhalb der Bewegungszone liegenden Theile und ein sehr ansehnlicher Gegendruck ist nöthig, um die angestrebte Krümmung zu verhindern. Ebenso verhält sich auch die Wurzel, die durch entsprechendes actives Wachsthum sich krümmt, keineswegs aber sich positiv geotropisch bewegt, weil, wie Hofmeister annahm, das von dem Gewicht des Spitzentheils herrührende statische Moment die Bewegungszone wie eine plastische Masse beugt und hierdurch Wachsthum in derselben hervorruft.

Die geotropische oder heliotropische Bewegung vermittelnden Arbeitskräfte werden auch ausgelöst, wenn die Ausführung der Bewegung mechanisch gehemmt ist, und geben sich dann als Druck gegen die Widerlage zu erkennen.

Aus der zur Hemmung der Bewegung nöthigen Kraft lässt sich die Intensität der ausgelösten Betriebskraft annähernd bemessen[1]). Mit Beseitigung der äusseren Hemmung wird dann die in Folge des inducirten Zustands angestrebte (potentielle) Bewegung in Action gesetzt, und besonders schnell krümmt sich unter solchen Umständen ein Gelenk von Phaseolus u. s. w., in dem nur elastische Dehnung zu Wege kommt, doch auch in horizontaler Lage festgehaltene Stengeltheile führen nach der Befreiung in Folge der angehäuften Spannungen sogleich eine gewisse und zuweilen ansehnliche Bewegung aus, um dann noch weiterhin sich relativ schnell geotropisch zu bewegen[2]).

Die thatsächliche geotropische oder heliotropische Krümmung ergibt sich aber als Resultat aus den Wachsthums-, resp. Dehnungsbestrebungen activer Gewebe und den diesen entgegentretenden Widerständen. Ohne Rücksichtnahme auf einzellige Objecte und die innerhalb der Zellen sich abspielenden Vorgänge soll an dieser Stelle nur im Allgemeinen in Erwägung gezogen werden, welche Gewebeelemente activ in heliotropische und geotropische Bewegungen eingreifen. Diese entstehen in Gewebecomplexen in erster Linie durch den Antagonismus der vereinigten Elemente, und eines activen Krümmungsstrebens in der einzelnen Zelle bedarf es nicht, obgleich wohl möglich, jedoch noch nicht entschieden ist, dass auch in den einzelnen activen Zellen, analog wie in einzelligen Objecten, eine geotropische oder heliotropische Krümmung angestrebt wird[3]). Wird aber durch das ungleiche Verlängerungsstreben antagonistischer Gewebe eine Bewegung erzielt, so werden natürlich auch passive, d. h. von der auslösenden Wirkung des Lichts oder der Schwerkraft nicht direct berührte Elemente mit gekrümmt, und sofern diese wachsthumsfähig sind, können auch sie in Folge der mechanischen Dehnung wachsen. Das thatsächliche Wachsthum kennzeichnet also ein Gewebe noch nicht als activ an der Bewegung betheiligt, das Unterbleiben dieser schliesst aber die Existenz von Krümmungsbestrebungen nicht aus, die bei richtiger Vertheilung genügend widerstandsfähiger Elemente nicht zur Ausführung kommen können.

Inactiv in dem bezeichneten Sinne sind jedenfalls todte Elementarorgane, auch wird dem centralen Gefässbündel in den Bewegungsgelenken von Leguminosen sicher keine active Rolle zufallen, die wohl der Regel nach den Gefässbündeln, wenigstens den verholzteren Elementen dieser abgehen mag. Die genaue Präcisirung der thatsächlich activen Elemente ist aber keineswegs leicht. Denn die Erfahrungen an isolirten oder gespaltenen Theilen sind, namentlich bei negativem Resultate, nicht ohne weiteres beweisend, da die Auslösung von einer mit der Trennung aufgehobenen Wechselbeziehung abhängen kann, wie

---

1) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 97 u. 144. Ebenso bedarf es ja einer gewissen Kraft, um die in Folge eines Reizes angestrebte Bewegung im Gelenke von Mimosa pudica aufzuhalten.

2) Sachs, Flora 1873, p. 204; de Vries, Sur l. causes d. mouvem. auxotoniques 1880, p. 14, Separatabz. aus Archiv. Néerlandaises, Bd. 15. Des Verhaltens der Grasknoten ist II, p. 308 erwähnt. Ueber Nachwirkung vgl. II, § 68.

3) Nur in diesem Sinne habe ich (Osmot. Unters. 1877, p. 208) den Heliotropismus und Geotropismus der Zelle dem der Gewebe gegenübergestellt, und sicher ist doch jedenfalls, dass auch ohne Krümmungsbestreben der einzelnen Zellen in Geweben eine Krümmungsbewegung erzielt werden kann.

es an Organen zutrifft, deren Spitze allein heliotropisch und geotropisch sensitiv ist (II, § 67). Auch die Gewebespannung in gekrümmten Organen gibt nicht unbedingten Aufschluss, da ein positiv gespannter Theil nicht nothwendig heliotropisch oder geotropisch afficirt sein muss, solches aber immerhin noch in negativ gespannten Geweben der Fall sein kann.

Nach den bisherigen Erfahrungen dürften besonders activ parenchymatische Elemente sein, und unter diesen scheinen, nach den Versuchen mit isolirtem Markgewebe zu urtheilen, Heliotropismus und Geotropismus in höherem Grade Veränderungen in den nach der Peripherie zu gerückten, als in den central gelegenen Partien hervorzurufen. Eine solche Anordnung bietet aber hinsichtlich der Bewegungsmechanik thatsächlich Vortheile, da mit Entfernung von der Mittellinie die Gewebestreifen bei longitudinaler Ausdehnung, resp. Verkürzung an einem längeren Hebelarm (dem Radius des Stengelquerschnitts) angreifen und so ein ansehnlicheres statisches Moment erzielen. Der Epidermis selbst scheint übrigens der Regel nach eine active Thätigkeit in heliotropischen und geotropischen Bewegungen nicht zuzufallen. Dabei kann aber selbst ein inactives Mark (oder anderes inactives Gewebe) die Ausgiebigkeit der heliotropischen oder geotropischen Bewegung verstärken. Denn wie an einem Schlauch, dessen Längshälften aus ungleich dehnbarer Wandung bestehen, mit steigendem Druck des in den Hohlraum eingepressten Wassers die Beugung zunimmt, wird im Allgemeinen auch das positiv gespannte Mark Wachsthums- und Dehnungsdifferenzen der umgebenden Gewebe verstärken.

Für den Mangel eines activen Krümmungsbestrebens in dem Mark spricht die Beobachtung von Sachs[1]) an Markprismen, die, nachdem sie von allem, fremden Gewebe befreit und durch Einlegen in Wasser turgescent gemacht worden waren, weder in feuchter Luft noch im Wasser eine geotropische Krümmung ausführten. Ein gleiches Verhalten fand de Vries[2]) für den von seiner Bekleidung befreiten centralen Theil des Grasknotens. Ferner beobachtete Sachs[3]) eine völlige Geradstreckung des aus einem geotropisch gekrümmten Stengel von Nicotiana tabacum isolirten Markes, und wenn in anderen Versuchen eine erhebliche Krümmung zurückblieb, so würde diese als Erfolg eines durch Beugung erzielten Wachsthums verständlich sein.

Schneidet man aus Stengeln[4]) oder Wurzeln[5]) mediane Längslamellen und stellt diese in horizontaler Lage so, dass die Schnittfläche vertical steht, so folgen jetzt von oben nach unten Epidermis, Rinde u. s. w., wie in dem intacten Pflanzentheil, und in analogem Sinn wie in diesem werden auch die geotropischen Krümmungen ausgeführt. Dreht man aber eine Stengellamelle 90° um ihre Längsachse, so dass die Schnittfläche nun horizontal liegt, so tritt nur geringe, zuweilen auch gar keine geotropische Krümmung ein.

Wird ein Stengel durch einen Medianschnitt in zwei Längshälften gespalten, so liegen nunmehr dorsiventrale Gebilde vor, an denen die ungleiche Wachsthumsfähigkeit der Schnittfläche und der Epidermis ins Gewicht fällt.

---

1) Flora 1873, p. 330. 2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 482.

3) Experimentalphysiol. 1865, p. 507. Vgl. auch Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 73.

4) Sachs, Flora 1873, p. 330.

5) Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 470.

Derartig gespaltene Grasknoten krümmen sich der nur sehr geringen Gewebespannung halber fast gar nicht, und nach dem Horizontallegen tritt negativ geotropische Krümmung ein, gleichviel ob die Schnittfläche erdwärts oder zenithwärts gewandt ist[1]). Andere Stengel krümmen sich freilich nach dem Spalten in Folge der Gewebespannung nach Aussen concav, doch ist an den horizontal liegenden Objecten gleichfalls negativ geotropische Wirkung zu bemerken, so dass an dem einen Stücke, dessen Schnittfläche erdwärts schaut, die Epidermis (Oberseite) langsamer wächst, als an dem anderen Stücke, dessen Epidermis die Unterseite bildet[2]).

In Wurzeln überwiegt die Wachsthumsfähigkeit des den Gefässbündelcylinder umgebenden Gewebes derartig, dass, sofern nicht mechanische Hemmungen entgegentreten, in jeder Lage eine nach der Schnittfläche concave Krümmung eintritt, die allmählich den gespaltenen Theil gänzlich zurückkrümmt. Wird die Wurzel von der Spitze aus durch einen medianen Längsschnitt auf eine Strecke weit in zwei aufeinanderliegende Hälften gespalten und dann so aufgestellt, dass die Schnittfläche horizontal liegt, so krümmt sich die gespaltene wie die intacte Wurzel abwärts, die Verlangsamung des Wachsens auf der Concavseite wird aber dadurch bemerklich, dass die erdwärts gewandte Hälfte kürzer bleibt als die zenithwärts gewandte Hälfte[3]).

Nach diesen Erfahrungen an gespaltenen Objecten dürften die Gewebe der concaven und convexen Seite gleichzeitig geotropisch (oder heliotropisch) afficirt werden, und dieses ist an unverletzten Bewegungsgelenken bestimmt zu erweisen. Wenn nämlich nach Umkehrung einer Bohnenpflanze eine sehr ansehnliche geotropische Krümmung in dem Blattgelenke ausgeführt wird, bleibt die Biegungsfestigkeit im Gelenke unverändert. Das ist aber nur möglich, indem die nun zenithwärts gewandte Gelenkhälfte an Expansionskraft verliert, während diese in der erdwärts gewandten Hälfte zunimmt. Denn da die durch den Geotropismus ausgelöste Expansionskraft, mit der das an der Bewegung gehemmte Gelenk seine Aufwärtskrümmung auszuführen bestrebt ist, 1,1 bis 2 Atmosphären erreicht, müsste die Biegungsfestigkeit jedenfalls in merklicher Weise sich ändern, wenn in nur einer Gelenkhälfte eine Aenderung der Ausdehnungskraft einträte[4]). Auch haben von Dr. Hilburg ausgeführte plasmolytische Versuche gezeigt, dass in der That die osmotische Leistung in den Zellen der concav werdenden Seite abnimmt, in den Zellen der antagonistischen Gelenkhälfte aber zunimmt, während Bohnengelenke eine geotropische Bewegung ausführen (vgl. II, § 66).

Nach Obigem dürfte wohl in unverletzten Pflanzentheilen die Wachsthumsthätigkeit in den Geweben der convex werdenden Hälfte gesteigert, der con-

---

1) Flora 1873, p. 330. Ausführlicheres bei de Vries, l. c., p. 483. — Auch aus Stielen von Hutpilzen entnommene Lamellen sind in solchem Sinne negativ geotropisch (Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 93).

2) Sachs, Flora 1873, p. 330.

3) Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 470. Die bezüglichen Beobachtungen von Frank und Cisielski sind hier citirt und ist ebenso gezeigt, dass an den von ihrem Gegenpart befreiten Theilhälften positiv geotropische Wirkungen zur Geltung kommen. Mit Rücksichtnahme auf die Beschränkung der geotropischen Empfindlichkeit auf die Wurzelspitze ist übrigens dieser Gegenstand noch nicht untersucht.

4) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 140 u. 145.

cav werdenden Hälfte verlangsamt werden. Aus der thatsächlichen Zuwachsbewegung der antagonistischen Flanken in intacten Objecten kann ein solcher Schluss nicht ohne Weiteres abgeleitet werden. Zudem bedarf die Verlangsamung der Wachsthumsschnelligkeit der Mittellinie noch ihre Erklärung. Uebrigens muss die Ursache hierfür nicht nothwendig in einer überwiegenden hemmenden geotropischen Beeinflussung der Concavseite liegen. Ist obige Annahme richtig, dann dürfte wohl die geotropische Wirkung in einem aus gleichartigen Zellen gebildeten Gewebe erzielen, dass die den Zellen direct inducirten Wachsthumsbestrebungen für jede folgende, sonst gleichwerthige Zelle grösser wird, wenn man in Richtung eines Querschnittes von der concav werdenden zu der convex werdenden Seite übergeht [1]).

Näheren Aufschluss über den Zusammenhang zwischen Wachsthumsthätigkeit und geotropischer oder heliotropischer Bewegung haben namentlich die wiederholt citirten Arbeiten von Sachs, ferner die Untersuchungen von Frank, Hofmeister, de Vries, H. Müller gebracht. Als durch Wachsthumsvorgänge erzielte Krümmungen sind begreiflicher Weise Geotropismus und Heliotropismus auch von älteren Autoren angesprochen (wobei wir von den Ursachen des Wachsens durchaus absehen), nur der positive Geotropismus der Wurzeln wurde von Knight [2]) als ein passives Phänomen angesehen, da nach ihm die plastische Masse der Wurzel vermöge des Gewichts nach abwärts sich biegen sollte. Im Wesentlichen hat diese Auffassung Hofmeister [3]) adoptirt, der die Abwärtskrümmung der Wurzeln der Beugung verglich, welche an einer Siegellackstange eintritt, wenn diese in horizontaler Lage etwas hinter dem freien Ende durch Erwärmen erweicht wird. Nachdem indess durch Frank [4]) u. a. Forscher mit aller Evidenz dargethan, dass diese Theorie irrig ist, bedarf es eines weiteren Eingehens auf dieselbe um so weniger, als einige sogleich zu erwähnenden Thatsachen deren Unhaltbarkeit sofort darthun. Die Wurzel krümmt sich nämlich mit erheblicher Kraft abwärts und vermag hierbei eine im Verhältniss zu dem Gewicht der Wurzelspitze erhebliche Last vor sich herzuschieben, während nach Hofmeister's Theorie die plastische Wurzel durch eine solche nach Aufwärts gekrümmt werden müsste. Entscheidende Versuche dieser Art sind schon von Johnson [5]), ferner von Frank [6]), N. J. C. Müller [7]), Sachs [8]) angestellt worden.

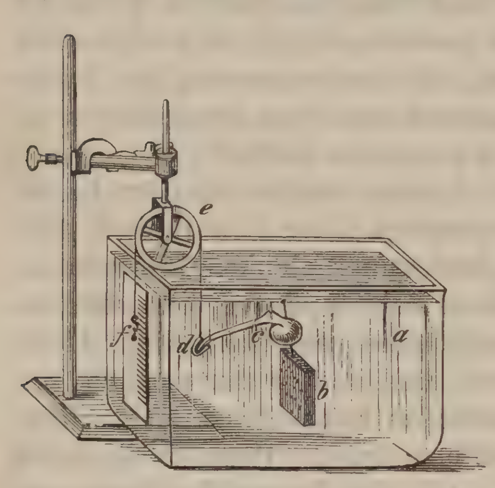


Fig. 36.

Zur Ausführung von Johnson's Versuch kann man sich des in Fig. 36 abgebildeten

1) Vgl. auch Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 822.

2) Philosophical Transactions 1806, I, p. 104. Auch Bazin scheint nach den Angaben Duhamel's (Naturgesch. d. Bäume 1765, II, p. 109) eine ähnliche Erklärung wie Knight versucht zu haben.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 102. Auch die ferneren Versuche Hofmeister's (Bot. Ztg. 1868, p. 273, u. 1869, p. 57) sind nicht geeignet, seine Theorie gegenüber schlagend widerlegenden Thatsachen zu stützen. — Wigand's Ansicht (Botan. Unters. 1854, p. 3), dass die Abwärtskrümmung der Wurzel durch sackartige Erweiterung der nach Unten gewandten Zellen zu Stande komme, ist, wie schon Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot., III, p. 80) bemerkte, unhaltbar.

4) Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 21.

5) Linnaea 1830, Literaturbericht p. 148. 6) L. c., p. 35.

7) Bot. Ztg. 1871, p. 719.

8) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 450.

Apparates bedienen. In dem mit Wasser gefüllten Glasgefäss *a* ist die Keimpflanze *c* an einem eingeklemmten Kork *b* befestigt. Die Wurzelspitze ist in aus Wachs gefertigtes und zum Zweck des Untersinkens mit einem Stückchen Drath beschwertes Becherchen *d* geführt, das in der Figur aufgeschnitten dargestellt ist. Dieses Becherchen hängt an dem über die Rolle *e* geführten Faden, dessen anderes Ende mit dem gewünschten Uebergewicht versehen wird. Betrug dieses weniger als 1 g, so vermochten die in den Versuchen von Sachs in feuchter Luft gehaltenen Wurzeln sich unter Hebung des Gewichtes geotropisch abwärts zu krümmen. Ebenso vermag auch eine geotropisch sich abwärts krümmende Wurzel bis zu einer gewissen Tiefe in Quecksilber einzudringen. Näheres über dieses in jüngerer Zeit von Frank u. A. verfolgte Phänomen findet man bei Sachs (l. c., p. 431 u. 451). Erwähnt sei auch noch, dass Seitenwurzeln schon vor dem Durchbrechen des Rindenparenchyms und auch dann sich beugen können[1]), wenn die krümmungsfähige Region ganz oder theilweise innerhalb der Wurzelhaube liegt, da nach Hofmeister's Angabe die von der Wurzelhaube ausgehende mechanische Hemmung eine Beugung unmöglich machen soll.

Ebenso ist auch Hofmeister's, auf unklaren Vorstellungen über Gewebespannung basirende Annahme irrig, nach welcher für negativen Heliotropismus eine hohe, für positiven Heliotropismus eine geringe Gewebespannung entscheidend ist. In den negativ geotropischen Stielen der Hutpilze[2]), ebenso in Grasknoten besteht u. a. eine nur sehr geringe Gewebespannung, und unter den negativ und positiv heliotropischen Organen werden gleichfalls Objecte mit geringerer und höherer Gewebespannung gefunden.

Nach einer geotropischen oder heliotropischen Bewegung werden wohl an den isolirten Gewebestreifen modificirte Längendifferenzen beobachtet (vgl: II, p. 315), doch bleiben dem Sinne nach die Spannungen dieselben, und z. B. in einem Stengel, dessen durch einen medianen Längsschnitt gewonnene Theilhälften klaffen, ist auch nach der Krümmung das centrale Gewebe positiv gegen das peripherische Gewebe gespannt. Demgemäss wird sich beim Längsspalten die Krümmung der concaven Hälfte verstärken, die der convexen Hälfte vermindern und bei genügender Spannungsdifferenz kann natürlich die Schnittfläche dieser convex werden. Aus dieser richtig gesehenen, aber missverstandenen Thatsache leitete Dutrochet[3]) den unrichtigen Schluss ab, dass der positive Heliotropismus allein durch ein Krümmungsstreben der Concavseite zu Stande komme.

Innere Ursachen der heliotropischen und geotropischen Bewegungen.

§ 66. Nachdem bis dahin heliotropische und geotropische Bewegungen bis auf Wachsthums-, resp. Dehnungsvorgänge zurückverfolgt wurden, soll nunmehr auf die zur Erzielung dieser letzteren dienenden mechanischen Mittel eingegangen werden. Heliotropismus und Geotropismus ohne Wachsthum hängen wohl allein von entsprechenden Turgordifferenzen ab, welche auch für die bezüglichen Wachsthumsbewegungen in vielen Fällen entscheidend sind. Ohne diese Ursache kommen indess in andern Fällen Wachsthumsunterschiede der antagonistischen Zellhäute zu Stande, die von anderen am Wachsthum betheiligten Factoren abhängen, sei es nun, dass eine Veränderung der Elastizität

---

1) Sachs, l. c., p. 615.

2) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 93.

3) Mémoires, Brüssel 1837, p. 322 u. 327. Schon Mohl (Vegetabil. Zelle 1851, p. 141) hat Dutrochet's Irrthümer hinsichtlich der auf Gewebespannung basirten Schlüsse aufgedeckt, ebenso gezeigt, dass die von Dutrochet behaupteten anatomischen Unterschiede negativ und positiv sich krümmender Organe nicht bestehen. — Beobachtungen über die in heliotropisch oder geotropisch gekrümmten Organen bestehenden Spannungen sind in den citirten Schriften von Sachs, Frank, Hofmeister (auch in dessen Zelle, p. 293) zu finden, ferner bei G. Kraus, Bot. Ztg. 1867, p. 129; Ratschinsky, Annal. d. scienc. naturell. 1858, IV sér., Bd. 9, p. 172; Johnson, ebenda 1835, II sér., Bd. 4, p. 327.

der Zellhaut, der Nahrungszufuhr oder irgend ein anderer Umstand maassgebend wird. Endlich greifen in gegebenen Fällen Turgordifferenz und modificirte Wachsthumsfähigkeit der Zellwandungen zusammen.

In einzelligen Objecten kann natürlich ein hydrostatischer Druck nicht eine Krümmung erzeugen, so lange die Wandung allseitig gleich dehnbar und wachsthumsfähig ist, und zur Erzielung heliotropischer oder geotropischer Bewegung (positiver oder negativer) muss demgemäss die Wachsthumsfähigkeit der Zellhaut in den antagonistischen Flanken oder mindestens in einer dieser modificirt werden.

In Gewebecomplexen aber werden nachweislich öfters Turgoränderungen die Ursache des auf der convex werdenden Seite beschleunigten Wachsthums, das hier eben von der durch Turgor vermittelten Dehnung abhängt. Da auf diese erst das Wachsthum folgt, so wird die jüngst erzeugte Dehnung mit plasmolytischer Aufhebung des Turgors ganz oder theilweise rückgängig, späterhin aber erhält sich die Krümmung in Salzlösung, weil die Dehnung durch Wachsthum fixirt ist. De Vries[1]), welcher diese Versuche an geotropisch und heliotropisch gekrümmten Stengeltheilen verfolgte, hat freilich schlechthin die Dehnbarkeit der Membran als constant vorausgesetzt. Aenderungen der elastischen Beschaffenheit dieser, z. B. Verminderung des Elastizitätsmodulus auf der endlich convexen Kante, würden aber auch, und selbst bei constantem Turgor, zu Krümmungen führen können, die rückgängig zu machen sind, so lange kein Wachsthum der Membranen erfolgt. In der That wird nach Wiesner[2]) im positiven Heliotropismus die Elastizität der an der Lichtseite befindlichen Zellwandungen etwas gesteigert, und so wirkt dann die relativ grössere Dehnbarkeit (Duktilität) der Schattenseite mit, während zugleich der in dieser vermehrte Turgor die Krümmung erzeugen hilft. Ob auch im Geotropismus von der Qualitätsänderung der Zellhaut abhängige Umstände eingreifen, ist noch nicht näher geprüft, immerhin aber wird nach den Versuchen von de Vries in Gewebecomplexen die Herstellung eines relativ höheren Turgors auf der Convexseite wohl den wesentlich entscheidenden Factor vorstellen, doch muss es ja eher wahrscheinlich dünken, dass auch hier gelegentlich die bei Krümmung einzelliger Objecte nothwendige Modification der Wachsthumsfähigkeit der Membran mehr oder weniger eingreift.

Die Turgoränderungen kommen voraussichtlich wesentlich durch osmotische Wirkungen zu Stande, doch ist die Entstehung eines gewissen Druckes durch Gestaltungskräfte im Protoplasma denkbar (I, § 11). Solche Kräfte könnten freilich auch in einer einzelnen Zelle die stärkere Dehnung einer Wandseite erzielen, und bei Mangel bestimmter Untersuchungen kann man diese Möglichkeit als wahrscheinlich unzulänglich nur deshalb bezeichnen, weil allem Anschein nach die Krümmungen einzelliger Objecte mit verhältnissmässig ansehnlicher Kraft ausgeführt, resp. angestrebt werden[3]).

Da in Blattgelenken von Phaseolus bei geotropischer und heliotropischer Wirkung der Turgor in der fernerhin convexen Seite zunimmt, während er in

1) Landwirthschaftl. Jahrbücher 1880, Bd. 9, p. 502.
2) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 20.
3) Vgl. Pfeffer, Osmot. Untersuchungen 1877, p. 209.

der concav werdenden Gelenkhälfte sinkt, mag auch in anderen Fällen, in denen entscheidende Versuche fehlen, auf solche Weise die Turgordifferenz hergestellt werden[1]. Für Gelenke ergibt sich Obiges aus der schon erwähnten Constanz der Biegungsfestigkeit nach einer geotropischen Bewegung, ferner aus Versuchen Dr. Hilburg's[2], in denen die zur eben merklichen Contraction nöthige Concentration einer Salpeterlösung bestimmt wurde. Es zeigt sich dann, dass nach geotropischer Krümmung zur Contraction der Zellen in der jetzt erdwärts gewandten morphologischen Oberseite des Gelenkes eine Lösung höherer Concentration als zuvor nöthig war, während in der zusammengepressten morphologischen Unterseite das Umgekehrte der Fall war. Analog sank bei heliotropischer Krümmung der Turgor in der dem Licht zugewandten Gelenkhälfte.

Die zur Ausführung von Heliotropismus und Geotropismus führenden mechanischen Mittel müssen nicht unmittelbar Folgen des Eingriffs von Licht oder Schwerkraft sein, mögen vielmehr mit der nächsten Action dieser Agentien vielleicht durch eine ganze Reihe von Prozessen verkettet sein. In der Wurzel wenigstens wird von der allein empfindlichen Spitze der zum Geotropismus führende Impuls der Bewegungszone übermittelt, und in manchen Fällen ist die sich selbst nicht krümmende Spitze des Blattes derjenige Theil, in welchem allein einseitige Beleuchtung die zum Heliotropismus führende Auslösung zu erzielen vermag (II, § 67). Diese räumliche Trennung des sensiblen und des geotropische oder heliotropische Action vermittelnden Theils ist bedeutungsvoll für die richtige Auffassung dieser Bewegungen, da die zur Ausführung dienenden Mittel nicht durch directe mechanische Wirkungen von Licht oder Schwerkraft erzielt sein können. Das Gleiche wird im Allgemeinen auch dann gelten, wenn die bewegungsfähige Zone selbst sensibel ist, doch muss natürlich nicht in allen Fällen dieselbe Verkettung zwischen dem Reize und der mechanischen Ausführung der Bewegung bestehen. Insbesondere ist auch nicht zu vergessen, dass Heliotropismus die Folge einer spezifischen Sensibilität gegen einseitige Beleuchtung ist und demgemäss die aus dieser entspringenden Erfolge nicht mit der durch allseitige Beleuchtung erzielten Beeinflussung des Wachsens identisch sein müssen[3].

Plasmolytische Versuche. Beim Einlegen von medianen Längslamellen aus heliotropisch gekrümmten Stengeln in Zuckerlösung fand Frank[4], dass die erzielte Krümmung nicht ausgeglichen, also durch Wachsthum vermittelt wird. Mit Hülfe dieser plasmolytischen Methode zeigte dann weiterhin de Vries[5], dass die eben entstandenen heliotropischen und geotropischen Krümmungen ganz oder theilweise rückgängig werden, jedoch bald nachher, indem der Dehnung Wachsthum folgt, das von Frank beobachtete Verhalten eintritt. De Vries legte die unverletzten Objecte in eine 20procentige Kochsalzlösung und bestimmte den Krümmungsradius der plasmolysirten Pflanzentheile in der die Lösung enthaltenden

1) De Vries (Sur l. causes d. mouvements auxotoniques 1880, p. 17; Separatabz. aus Archives Néerlandaises, Bd. 15) lässt unentschieden, ob nur in einer oder in beiden Hälften des sich krümmenden Organs Turgoränderungen vor sich gehen. — Wiesner (l. c.) hat gleichfalls keine in dieser Richtung entscheidenden Argumente beigebracht.

2) Untersuch. aus dem bot. Institut zu Tübingen 1881, Heft 1, p. 30.

3) Vorgänge, in denen zweifelhaft ist, in wie weit veränderte Sensibilität oder mechanische Actionsfähigkeit die Ursache der beobachteten Bewegung ist, finden II, § 68 Besprechung.

4) Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 97.

5) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 502. — Auch mit Knoten der Grashalme wurden entsprechende Resultate erhalten.

Glasschale, indem er diese mit ihrem flachen Boden auf ein System concentrischer Kreise stellte. Die Krümmungsradien einiger plasmolysirter und turgescenter Sprosse, sowie die Zeit, während welcher die horizontal gelegten Sprosse der Schwerkraft ausgesetzt waren, sind nach Experimenten von de Vries nachstehend mitgetheilt.

Junge Blüthenschäfte von		Dauer der geotropischen Krümmung	Krümmungsradius im Zustand a der Turgescenz cm	b der Plasmolyse cm	Differenz b — a
Plantago lanceolata	I	1 Std. 36′	10	22	12
	II	1 Std. 36′	9	12	3
	III	24 Std. *)	3	3	0
	IV	24 Std.	3	3	0
Papaver rhoeas	I	1 Std. 36′	4	7	3
	II	1 Std. 36′	4	12	8
	III	3 Std. 25′	4	8	4
	IV	24 Std.	1	1	0

*) Bei de Vries sind hier offenbar durch einen Druckfehler 24 Min. angegeben.

In seinen mit Keimlingen ausgeführten plasmolytischen Versuchen fand Wiesner[1]) nur in den ersten Stadien heliotropischer Krümmung eine partielle Ausgleichung der Beugung. Gleiches wurde auch an dünnstengligen Keimlingen mittlerer heliotropischer Empfindlichkeit (Raphanus) beobachtet, während dickstenglige Keimlinge (Vicia faba, Phaseolus multiflorus, Helianthus annuus) eine für das Auge unmittelbar wahrnehmbare Krümmung nicht mehr ausgleichen, und nach Eintritt deutlicherer heliotropischer Beugung sich nach dem Einlegen in Salzlösung stärker krümmen. Nach Wiesner ist dieses Folge davon, dass die Wandungen der Lichthälfte in höherem Grade elastisch dehnbar, als die der dunkleren Schattenhälfte werden, und deshalb die beleuchtete Flanke sich relativ stärker verkürzt, wenn durch Plasmolyse die bestehende Dehnung aufgehoben wird. Aus diesen und anschliessenden Experimenten folgert Wiesner, dass die Elastizität der Zellwandungen bei positivem Heliotropismus von der Licht- zur Schattenseite abnehme. Auch hat v. Weinzierl[2]) an heliotropisch gekrümmten Pflanzentheilen Elastizitäts- und Festigkeitsmodulus für die Epidermis der Lichtseite höher als für die Epidermis der Schattenseite gefunden.

Die Annahme Wiesner's (l. c., p. 22), dass negativ heliotropische Krümmung entstehe, indem die Zellwandungen der Schattenhälfte dehnbarer werden, ist vorläufig nur als eine unerwiesene Hypothese ausgesprochen. Ebenso ist noch zu entscheiden, ob die Ursache des Geotropismus und Heliotropismus einzelliger Objecte in einer Aenderung der elastischen Eigenschaften der antagonistischen Zellwandflächen oder in Nährstoffzufuhr, überhaupt in irgend welchen anderen das Membranwachsthum einer Zelle beeinflussenden Factoren liegt. Die nächsten Ursachen der zu heliotropischer oder geotropischer Krümmung führenden Wachsthumsvorgänge sind also keineswegs in allen Fällen in quantitativer, vielleicht auch nicht immer in qualitativer Hinsicht übereinstimmend. Schon dieserhalb müssen auch äussere Einflüsse nicht immer denselben Effect erzielen und es muss auch

1) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 3.

2) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1877, Bd. 76, Abth. 1, p. 434. Vgl. dieses Buch II, p. 14. Hofmeister lässt heliotropische, ferner auch negativ geotropische Krümmungen zwar durch veränderte Dehnbarkeit der passiven Schichten zu Stande kommen, doch muss es bei der unklaren Auffassung von Spannung und Wachsthum fraglich bleiben, ob Hofmeister die veränderte Dehnbarkeit als Ursache des bezüglichen, zur Krümmung führenden Wachsens sich vorstellte. In den früheren Arbeiten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 265, u. ebenda 1863, Bd. 3, p. 88) ist das wohl kaum geschehen, eher mag solche Anschauung Hofmeister später (Pflanzenzelle 1867, p. 287) vorgeschwebt haben, wo er ausserdem eine Steigerung der Expansion des Schwellgewebes auf der convex werdenden Seite als eventuell gleichzeitig mitwirkende Ursache anerkannte. Vgl. hierzu Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 497.

fraglich bleiben, ob allgemein bei maximaler Turgescenz die Bewegungen langsamer ausgeführt werden, als bei einem mittleren Turgescenzzustand, wie es Wiesner[1]) für den Heliotropismus von Keimpflanzen fand. Da übrigens bei gleichbleibender Turgordifferenz das Verhältniss des auf Licht- und Schattenseite bestehenden Turgors mit Steigerung dieses sich ändert, so ist auch verständlich, wie damit die Krümmung beeinflusst werden kann und die schnellste Krümmungsbewegung nicht mit der höchsten Turgescenz in der Pflanze zusammenfallen muss[2]). Zur Aufhellung dieser Verhältnisse reichen die bisherigen Untersuchungen nicht aus. Dass auch die von selbst nicht krümmungsfähigem Gewebe ausgehende Spannung in der Ausführung der geotropischen oder heliotropischen Krümmung einen mitwirkenden Factor bilden kann, ist bezüglich des Markes Bd. II, p. 318 angedeutet worden.

Wassergehalt. In heliotropisch oder geotropisch gekrümmten Pflanzentheilen fand G. Kraus[3]) die nach dem Isoliren getrocknete convexe Hälfte durchgehends procentisch ein wenig wasserreicher als die concave Hälfte, Wiesner[4]) konnte indess in heliotropisch gekrümmten Stengeln von Keimpflanzen einen solchen Unterschied nicht finden. Die von Kraus bemerkte ungleiche Wasservertheilung kommt nach diesem Forscher in der bezeichneten Weise an positiv heliotropischen, ebenso an negativ und positiv geotropischen Theilen zu Wege. Auch in nicht mehr krümmungsfähigen Theilen stellt sich nach dem Horizontallegen eine ungleiche Wasservertheilung ein, die indess in Stengeln und Wurzeln übereinstimmend zu einer Steigerung des Wassergehaltes der erdwärts gewandten Hälfte führt. Als eine erste Folge der da, wo es angeht, endlich zu Krümmungen führenden inneren Vorgänge würden solche Differenzen der Wasservertheilung wohl verständlich sein, doch muss es ferneren Forschungen überlassen bleiben, die Sache in causaler Hinsicht weiter aufzuhellen und eventuell zu erklären, warum nicht mehr krümmungsfähige Wurzeltheile sich nach dem Horizontallegen wie negativ geotropische Stengel verhalten. Jedenfalls kann es sich hierbei nur um Folgen innerer Vorgänge handeln, die sehr wohl aus einer Aenderung der osmotisch wirksamen Stoffe in den Zellen sich ergeben können, jedoch nicht unbedingt eine Folge dieser Ursache sein müssen, da ja auch Volumzunahme der Zellen durch ein von andern Factoren abhängiges Wachsthum veranlasst sein kann. Ebenso ist die ohne Wasseraufnahme erfolgende geotropische Krümmung von Stengeltheilen[5]) an sich kein Beweis, dass eine Variation der osmotisch wirksamen Inhaltsstoffe die bezügliche neue Wasservertheilung veranlasst.

Innere Ursachen. Durch welche besonderen Vorgänge die osmotische Leistung bei geotropischer und heliotropischer Wirkung verändert wird, ist noch nicht ermittelt. In den Bewegungsgelenken von Phaseolus u. a. muss es sich übrigens, wie in den durch Stoss ausgelösten Reizbewegungen von Mimosa pudica u. s. w., um wieder rückgängig zu machende Veränderungen handeln, da bei wiederholter geotropischer Bewegung deren Biegungsfestigkeit unverändert bleibt. Falls die Ursache in Variation der osmotischen Leistung gelöster Stoffe liegt, dürfte es sich um reparirbare Dissociationsvorgänge handeln. Ob hierbei die Salze organischer Säuren oder andere Verbindungen in Betracht kommen, ist noch völlig unbekannt, doch kann es sich nicht wohl, wie de Vries[6]) auch für Heliotropismus und Geotropismus annimmt, um eine Neubildung von organischen Säuren als Ursache handeln, da bei deren Anhäufung eine stabile Erhöhung des Turgors zu erwarten wäre. Diese Ansicht hat freilich de Vries zunächst nur für Wachsthumsvorgänge ausgesprochen, die indess bis zu gewissem Grade nach den Beobachtungen an nicht wachsenden Gelenken beurtheilt werden dürfen, ohne dass das Eingreifen besonderer Factoren deshalb ausgeschlossen ist.

Bert's Annahme, dass in Folge der Zerstörung von Glycose der Turgor der beleuchte-

---

1) L. c., p. 8.

2) Ueber den Einfluss von Wasserzufuhr auf die Beförderung der Reizbewegungen von Ranken vgl. II, p. 220.

3) Ueber die Wasservertheilung in der Pflanze, 1879, Separatabz. aus Festschrift d. naturf. Gesellschaft zu Halle u. Bot. Ztg. 1877, p. 596.

4) Die heliotropischen Erscheinungen 1878, p. 65.

5) Sachs, Flora 1873 p. 329.

6) Sur l. causes d. mouvements auxotoniques 1880, p. 9, Separatabz. aus Archives Néerlandaises, Bd. 15; Bot. Ztg. 1879, p. 830 u. 851; vgl. Bd. II, p. 242.

ten Seite sinke, ist ebenso ungerechtfertigt, als dessen auf analogem Princip basirte Erklärung nyctitropischer Bewegungen. (Vgl. II, p. 270 und die dort citirte Literatur.)

In welcher Weise in den von Turgordifferenzen unabhängigen geotropischen und heliotropischen Krümmungen die Zuwachsbewegung in den antagonistischen Zellwandungen modificirt wird, ist gleichfalls noch zu ermitteln. Im Allgemeinen wird wohl die Ursache in einer vom Protoplasmakörper ausgehenden Wirkung zu suchen sein, durch welche natürlich auch die elastischen Eigenschaften der Zellwand, sei es durch Ernährungsvorgänge oder durch andere Umstände verändert werden könnten. Auf diese Weise würde dann die Zellwand der für die Bewegung maassgebende oder wenigstens mitbestimmende Factor werden, doch mag auch ohne besondere Qualitätsänderung der Haut, z. B. durch entsprechend ungleiche Zufuhr von Wachsthumsmaterial u. s. w., die verschiedene Zuwachsbewegung der antagonistischen Wandungen erzielt werden. Die mitgetheilten Beobachtungen Wiesner's deuten allerdings darauf hin, dass in dem positiven Heliotropismus von Gewebecomplexen die elastischen Eigenschaften der Zellhaut (wie es scheint nicht durch Veränderungen der Dicke, sondern der Qualität) die nächste Ursache der Bewegung werden, doch darf man hiernach nicht ohne weiteres alle heliotropischen, noch weniger die geotropischen Bewegungen beurtheilen, denn in anderen Fällen mag der Protoplasmakörper eben auf andere Weise als durch Qualitätsänderung der Haut die Bewegung verursachen. Die aufgestellten Hypothesen zielen zunächst dahin, aus der unmittelbaren Wirkung des Lichts oder der Schwerkraft auf Zellhaut oder Protoplasma die Ursachen der bezüglichen heliotropischen und geotropischen Vorgänge zu erklären, sind also in dieser Hinsicht jedenfalls da verfehlt, wo die bewegungsthätige Zone räumlich getrennt von dem sensitiven Orte liegt. Uebrigens muss es uns hier genügen, in Kürze auf die noch nicht erwähnten Hypothesen hinzuweisen, welche eine causale Erklärung der im Heliotropismus und Geotropismus thätigen Wachsthumsvorgänge erstrebten.

Geotropismus. Nachdem früher (II, p. 320) die Unhaltbarkeit von Knight's Annahme, die Wurzel senke sich, dem Zuge der Schwere folgend, wie eine plastische Masse, dargethan wurde, ist nunmehr die von diesem Forscher für den negativen Geotropismus aufgestellte Hypothese zu erwähnen, welche im Wesentlichen auf der Voraussetzung basirt, der Nahrungssaft senke sich vermöge seiner Schwere abwärts, und so werde an horizontal gelegten Stengeln ein bevorzugtes Wachsen der erdwärts gewandten Seite erzielt[1]). Diese in ähnlicher Form schon von Astruc[2]) vertretene Annahme hat Hofmeister[3]) in übrigens durchaus hypothetischer Form dahin erweitert, dass Nährmaterial sich je nach dem spezifischen Gewicht aufwärts oder abwärts bewege, und so entweder eine bevorzugte Ernährung der Oberseite oder Unterseite bewirke. Auch Dutrochet[4]) versuchte den positiven und negativen Geotropismus aus endosmotischen Wirkungen, Spannungserscheinungen, anatomischem Bau und der von der Schwere abhängigen Vertheilung des Nahrungssaftes, resp. aus verschiedenen Combinationen dieser Factoren zu erklären. Diesen Erklärungsversuchen schliessen sich im Wesentlichen auch die auf Beobachtungen an Niederschlagsmembranen basirten Theorien von Traube[5]) und Cisielski[6]) an, nach welchen insbesondere der durch das specifische Gewicht erzielte Zug und andrerseits die durch begünstigte Ernährung bewirkte Verdickung, resp. die aus dieser sich ergebende Widerstandsfähigkeit der Membran, die Factoren sind, aus welchen sowohl negativer als positiver Geotropismus sich erklären lassen sollen. Auch mag die einst von Sachs[7]) ausgesprochene, von diesem aber wohl jetzt verlassene Hypothese erwähnt sein, welche davon ausgeht, dass auf der Unterseite eines horizontal gelegten Stengels, resp. einer Zelle, ähnlich wie in einem

1) Knight, Philosophical Transactions 1806, Pt. 1, p. 104.

2) Cit. von Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 599.

3) Allgemeine Morphologie 1868, p. 629.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1833, I sér., Bd. 29, p. 413; Mémoires, Brüssel 1837, p. 292. Die Unhaltbarkeit der anatomischen Gründe wurde von Mohl und Hofmeister (Jahrb. f. wiss Bot. 1863, Bd. 3, p. 178) dargethan. Uebrigens hat Dutrochet Schwerkraft und Licht als nur auslösende Agentien richtig erkannt; vgl. II, § 27.

5) Bot. Ztg. 1875, p. 67. Vgl. Pfeffer, Osmot. Untersuchung. 1877, p. 215.

6) Cohn's Beiträge zur Biologie 1872, Bd. 2, Heft 2, p. 23.

7) Experimentalphysiol. 1865, p. 101 u. 509.

hohlen Rohre, ein dem Durchmesser des Organes entsprechender Mehrdruck einer Flüssigkeitssäule laste, und hierdurch ein verstärktes Wachsen der Unterseite negativ geotropischer Organe bewirkt werde.

Eine kritische Beleuchtung der erwähnten Hypothesen kann hier um so mehr unterbleiben, als die richtige Erwägung der festgestellten Thatsachen lehrt, dass keine jener Hypothesen zur Erklärung des Geotropismus ausreicht. Die auf directe Action der Schwerkraft in den bewegungsthätigen Zellen gebauten Annahmen fallen für den positiven Geotropismus mit der Erkenntniss, dass die Wurzelspitze der einzige sensible Theil ist (II, § 67). Ist auch eine solche räumliche Trennung des Ortes der Sensibilität und Action für negativ geotropische Organe nicht bekannt, so wird man doch letztere nicht auf so einfache mechanische Wirkungen der Schwerkraft schieben dürfen, und ohnehin zeigt die Turgoränderung in den antagonistischen Geweben, dass es sich um auslösende Wirkungen besonderer Art dreht.

Heliotropismus. Die auf die Spitze von Cotyledonen und hypocotylem Glied beschränkte heliotropische Empfindlichkeit (II, § 67) kennzeichnet sogleich de Candolle's[1]) Hypothese als nicht zutreffend, nach welcher die Schattenseite aus denselben Gründen schneller wächst, welche Etiolement herbeiführen. Uebrigens ist diese Hypothese auch anderer Umstände halber nicht zutreffend, da u. a. nicht etiolirende Pflanzentheile positiv heliotropisch sind, und negativ heliotropische Pflanzentheile gleichfalls im Dunkeln schneller wachsen. Auf Ermittlung der nächsten Wirkung des Lichtes zielt die Hypothese von Vines[2]), nach der die durch Beleuchtung erzielte verminderte Beweglichkeit des Protoplasmas die Ursache positiv heliotropischer Bewegungen wird. Aehnlich ist auch die Anschauung Godlewski's[3]), der für andere Fälle indess auch durch Beleuchtung verminderte Dehnbarkeit der Zellwand annimmt, eine Ansicht, die ferner von Wiesner vertreten wird. Mögen immerhin solche Vorgänge irgendwie als Mittel in der Ausführung heliotropischer Bewegung betheiligt sein, so können jene doch nicht die unmittelbaren Erfolge der Lichtwirkung vorstellen, wenn die heliotropische Bewegung eintritt, während allein die Spitze eines Pflanzentheils einseitig beleuchtet, der sich bewegende Theil aber verdunkelt wird. In diesem Falle können die Ursache des Heliotropismus auch nicht solche Bewegungen des Protoplasmas werden, die direct in dem sich krümmenden Organ durch Licht erzeugt werden[4]). Zur Ergänzung des hier Gesagten wolle man das im folgenden Paragraph über die Auslösung heliotropischer und geotropischer Bewegungen Mitgetheilte vergleichen.

Der Auslösungsvorgang.

§ 67. Ist auch einiger Einblick in die zur Ausführung heliotropischer oder geotropischer Bewegungen dienenden mechanischen Mittel gewonnen, so wissen wir doch nicht, welche Actionen zunächst ein einseitiger Angriff von Licht oder Schwerkraft in den empfindlichen Organen hervorruft, und in welcher Weise diese, vielleicht durch Vermittlung einer ganzen Kette von Prozessen, jene die Bewegungen erzeugenden mechanischen Thätigkeiten veranlassen. Von hoher Bedeutung ist aber in jedem Fall der von Darwin gelieferte Nachweis, dass in manchen Pflanzen nicht die Bewegungszone selbst sensibel ist, sondern an einem sich nicht bewegenden Theil des bezüglichen Organes Licht oder Schwerkraft auslösend wirken. In diesem Falle bedarf es eines übermittelten Impulses, um die zur Bewegung führenden Actionen hervorzurufen, welche in ähnlichem indirecten Verhältniss zu den auslösenden Agentien auch wohl da stehen dürften, wo die Bewegungszone selbst sensibel ist. Auch in diesem Falle müssen

---

1) Physiologie végétale 1832, Bd. 3, p. 1083.
2) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 145. 3) Bot. Ztg. 1879, p. 113.
4) Ueber vom Licht abhängige Protoplasmabewegungen vgl. II, § 78 u. 82.

nicht nothwendig dieselben Theile gleichzeitig sensibel und für die Bewegung mechanisch thätig sein, da selbst die einzelne Zelle ein aus ungleichwerthigen Gliedern zusammengesetzter Organismus ist.

Räumliche Trennung von Sensibilitäts- und Bewegungszone fand Darwin [1]) für den Geotropismus der Wurzeln, deren Spitze allein gegen Schwerkraft entsprechend reagirt. Eine solche räumliche Trennung ist für andere geotropisch reagirende Organe bis dahin nicht bekannt, denn Geotropismus ist auch an Stücken aus Stengeln und Blattstielen zu bemerken, ebenso in den Blattgelenken von Phaseolus nach Entfernung der Lamina.

Die heliotropische Sensibilität ist nach Darwin beschränkt auf die Spitze der Blätter der Keimpflanzen von Phalaris canariensis und Avena sativa [2]), ferner ist nur die obere Hälfte des sich seiner ganzen Länge nach krümmenden hypocotylen Gliedes von Brassica oleracea [3]), wahrscheinlich auch von Beta vulgaris empfindlich, und bei negativ heliotropischer Wurzel von Sinapis alba [4]) scheint die Sensibilität in der Spitze zu ruhen. Solche Localisirung ist vielleicht an den zum Hervortreten aus dem Boden bestimmten Theilen von Keimpflanzen verbreiteter, doch ist an etwas ältern Pflanzen sicher oft, möglicherweise der Regel nach, die Bewegungszone selbst sensibel. So traten in Versuchen Darwin's [5]) an dem Stengel junger (1,1—2,7 Zoll hoher) Pflanzen von Asparagus officinalis heliotropische Bewegungen nach Verdunklung der Spitze ein und die Blattstiele von Tropaeolum majus und Ranunculus ficaria krümmten sich auch dann gegen das Licht, wenn die Lamina der Beleuchtung entzogen ward. Auch ist an Stengelstücken vieler Pflanzen leicht Heliotropismus zu constatiren.

Räumliche Trennung, resp. Zusammenfallen von Sensibilitäts- und Bewegungszone findet sich übrigens auch in andern Reizbewegungen. Während u. a. ein Contact in der Bewegungszone von Mimosa pudica als Reiz wirkt, ist nur das nicht bewegungsthätige Köpfchen der Drüsenhaare am Blatte von Drosera gegen Berührung empfindlich, die als Reiz auf Wurzelspitzen so wirkt, dass eine von der Contactstelle hinwegzielende Bewegung eintritt, während die Wurzel sich nach dem Contactkörper hin krümmt, wenn dieser die Bewegungszone berührt [6]). Wie übrigens in Ranken u. s. w. der Reiz sich etwas über die unmittelbar berührte Stelle hinaus fortpflanzt, dürfte auch heliotropische und geotropische Bewegung nicht ausschliesslich auf die direct beeinflusste Partie da beschränkt bleiben, wo die Bewegungszone selbst sensibel ist.

Die auf die Wurzelspitze beschränkte geotropische Empfindlichkeit ergibt sich daraus, dass nach Wegschneiden der Spitze oder nach Aetzen derselben mit trockenem Höllensteinstift Geotropismus an den horizontal gelegten Wurzeln nicht eintritt. Da von Darwin gleiches Resultat mit Keimwurzeln von Vicia faba, Pisum sativum, Phaseolus multiflorus, Gossypium herbaceum, Cucurbita ovifera, Zea mais erhalten wurde, scheint die Localisirung der Empfindlichkeit auf die Wurzelspitze die Regel zu sein. Zur Verhinderung geotropischer Krümmung genügte meist die Zerstörung der Spitze in einer Längenausdehnung von 1 bis 1,5 mm, doch dürfte nach Darwin die Länge des empfindlichen Theils variabel sein. Die nicht völlige Zerstörung des sensiblen Theils mag wohl die Ursache gewesen sein, dass in manchen Versuchen einzelne Objecte eine gewisse geotropische Bewegung ergaben, die an den unverletzten und in gleicher Weise in Luft oder in Erde gehaltenen, horizontal ge-

---

1) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 464. 2) L. c., p. 400.
3) L. c., p. 409. 4) L. c., p. 413. 5) L. c., p. 414.
6) Vgl. über diese Reizungsvorgänge II, § 51—55.

stellten Pflanzen immer mit Sicherheit eintrat. Die Verletzung der Spitze hemmt nicht das Fortwachsen der übrigen Theile und raubt nicht die Befähigung zu geotropischer Bewegung. Denn diese trat mehr oder weniger ausgedehnt ein, wenn die Spitze erst entfernt wurde, nachdem die Wurzel 1 bis $1^1/_2$ Stunden in horizontaler Lage zugebracht hatte, in welcher Zeit zwar noch keine Krümmung eingetreten, dagegen ein auslösender Impuls von der Wurzelspitze aus in die Bewegungszone seinen Weg gefunden hatte. Mit der Regeneration der Wurzelspitze, die zuweilen in 3 Tagen vollendet war, kehrte gleichfalls die geotropische Reactionsfähigkeit zurück.

Diese Erfahrungen Darwin's bestätigen vollkommen Cisielski's[1]) Beobachtungen. Die geotropischen Krümmungen, welche Sachs[2]) nach Entfernung der Spitze fand, mögen vielleicht in der Entfernung eines nicht genügend langen Stückes oder in der Regeneration der Wurzelspitze ihre Erklärung finden.

Um Licht von der Spitze der zunächst über den Boden tretenden Blätter von Phalaris canariensis abzuhalten (es möge erlaubt sein, sie Cotyledonen zu nennen), führte Darwin (l. c.) jene in geschwärzte Glasröhrchen oder umwickelte dieselben mit geschwärztem Staniol. War auf diese Weise eine 0,15 bis 0,2 Zoll lange Strecke an den höchstens 0,75 Zoll über den Boden ragenden Sämlingen verdunkelt, so unterblieb heliotropische Krümmung. Diese trat aber an dem nicht bedeckten Theil der Cotyledonen ein, wenn die Glashütchen nicht oder wenigstens nicht an einem Licht durchlassenden Spalt geschwärzt waren, woraus zugleich hervorgeht, dass die mechanisch gehemmte Bewegung des oberen Theils der Cotyledonen kein Hinderniss für die geotropische Beugung der tiefer gelegenen freien Theile war. Versuche, in denen nur die Spitze der Cotyledonen aus schwarzem Sand hervorsah, lehrten, dass der auf die Spitze ausgeübte heliotropische Reiz sich auf die verdunkelten Theile fortpflanzt.

Bei Umwicklung der oberen Hälfte des hypocotylen Gliedes mit geschwärztem Goldschlägerhäutchen unterblieb gleichfalls nach Darwin (l. c.) die heliotropische Krümmung der unteren Hälfte, die bei Anwendung nicht geschwärzten Goldschlägerhäutchens eintrat. Wurde in letzterer Weise nur die untere Hälfte des hypocotylen Gliedes umwickelt, so bog sich dieses mit seiner ganzen Länge nach dem Lichte hin, dagegen blieb die untere Hälfte gerade, als das Goldschlägerhäutchen geschwärzt war. Hiernach geht also von der oberen Hälfte des hypocotylen Gliedes ein für die heliotropische Krümmung der unteren Hälfte nothwendiger Impuls aus, der indess in letzterer nur dann ansehnliche Bewegung veranlasst, wenn die untere Hälfte zugleich einseitig beleuchtet wird. Auch in den Cotyledonen von Phalaris scheint ein derartiges Verhältniss zu bestehen, das also bei bevorzugter Sensibilität des Spitzentheils zugleich eine gewisse heliotropische Empfindlichkeit der übrigen bewegungsfähigen Partien anzeigen würde. Die geotropische Empfindlichkeit ist aber nicht localisirt, da Wegschneiden der Spitze die geotropische Bewegung der Cotyledonen von Phalaris arundinacea nicht hindert[3]).

Durch heliotropische oder geotropische Bewegung wird die bezügliche Sensibilität orthotroper Organe nur dann angezeigt, wenn Licht und Schwerkraft die Flanken der sensiblen Theile nicht gleichmässig afficiren. Eine Gleichgewichtslage aber wird sowohl bei einer zur Richtung von Licht und Schwerkraft parallelen, als auch bei hierzu senkrechter Stellung erreicht, vorausgesetzt, dass in letzterem Falle die antagonistischen Flanken gleich stark von Licht und Schwerkraft beeinflusst werden. Von einer Differenz der Licht- und Schwerkraftwirkung hängt also in jedem Falle die auslösende Wirkung in den sensiblen Organen ab, die weiterhin in der Ebene der Angriffsrichtung eine helio-

---

1) Cohn's Beiträge zur Biologie 1872, Bd. 1, Heft 2, p. 21. Ob Hartig (Bot. Ztg. 1866, p. 53) schon die gleiche Beobachtung machte, lässt sich nicht sagen, da er nicht mittheilt, eine wie grosse Strecke weggeschnitten war, als die Beugung unterblieb.

2) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 432. Ueber die nach dem Abschneiden der Spitze eventuell eintretenden Nutationen vgl. II, p. 198. Ueber den Nutzen der Empfindlichkeit der Spitze vgl. II, § 72.

3) Darwin, l. c., p. 438.

tropische, resp. geotropische Krümmungsbewegung veranlasst, welche nach Maassgabe der spezifischen Empfindlichkeit im positiven oder negativen Sinne gegen das Licht, resp. gegen das Attractionscentrum der Erde gewandt ist. Bei mehrseitigem Angriff wird dabei die Bewegungsrichtung im Allgemeinen durch die aus den Angriffslinien des auslösenden Agens sich ergebende Resultante bestimmt. Eine zwischen zwei Lichtquellen gestellte positiv heliotropische Pflanze krümmt sich demgemäss dem stärkeren Lichte zu und eine resultirende Bewegung ergibt sich auch dann, wenn die Aufstellung so geschieht, dass die Verbindungslinien der Pflanze und der zwei Flammen ein Dreieck bildet. So erklärt sich, dass die Cotyledonen von Phalaris canariensis sich in einer schiefwinklig auf dem Fenster stehenden Ebene krümmten, als eine entsprechende Längshälfte jener durch Bemalen mit Tusche verdunkelt war[1].

Da nur unter den besagten Bedingungen heliotropische, resp. geotropische Auslösung eintritt und mit diesem Reiz ein bisher nicht vorhandener Factor erst geschaffen wird, so können die erzielten Erfolge nicht nach den Wirkungen bemessen werden, welche bei unveränderter Gleichgewichtslage der Organe durch Licht und Schwerkraft erzielt werden. So hat verstärkte Centrifugalkraft keinen Einfluss auf die Wachsthumsschnelligkeit der parallel dem Rotationsradius gerichteten orthotropen Pflanzentheile, die auch mit derselben Schnelligkeit fortwachsen, wenn sie in horizontaler Lage langsam, aber gleichmässig um ihre Achse gedreht werden, während also die Schwerkraft senkrecht gegen die Längsachse gerichtet ist (vgl. II, § 71). Ferner wird durch den Reiz eines einseitigen Lichtangriffs im positiven Heliotropismus eine Verlangsamung, im negativen Heliotropismus eine Beschleunigung der Zuwachsbewegung auf der Lichtseite erzielt, während letztere in gleicher Weise in negativ und positiv heliotropischen Organen durch allseitige Beleuchtung beeinflusst wird.

In analogem Sinne wie bei Heliotropismus und Geotropismus ist die Angriffsrichtung für die Bewegungsrichtung entscheidend bei allseitig empfindlichen Ranken, die sich concav nach dem berührenden Körper hin krümmen, und bei Wurzeln, die bei einseitiger Berührung der Spitze sich von dem Contactkörper hinweg bewegen, und zwar nach dem geringsten Drucke hin, wenn gleichzeitig auf zwei opponirten Stellen durch anliegende feste Körper ein Reiz ausgeübt wird (II, § 53). Ferner wirkt auf die Wurzelspitze auch hygrometrische Differenz der umgebenden Luft derart, dass eine nach der feuchten Atmosphäre hinzielende Krümmungsbewegung entsteht (II, § 72). Ein Beispiel, dass der auf andere Theile übermittelte Impuls zugleich für deren Bewegungsrichtung entscheidend wird, bieten auch die Drüsenhaare am Blatte von Drosera, welche sich nach denjenigen Haaren hin krümmen, von welchen aus sich der Reiz in dem Blatte verbreitete (II, § 53).

Im Näheren sind die zur Auslösung führenden und mit dieser verknüpften Modalitäten noch nicht aufgehellt, und u. a. sind auch die Zellen, resp. die Theile der Zelle noch nicht bestimmt, welche zunächst afficirt werden. Voraussichtlich wird die Sensibilität im Innern des lebendigen Protoplasmaorganismus zu suchen sein, und wenn das in diesen eindringende Licht vielleicht directer wirkt, dürfte der empfindsame Theil da, wo ein Contact die auslösende Ursache

---

1) Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 398.

ist, durch Uebermittlung eines Druckes etwa in analoger Weise gereizt werden, wie ein Nerv durch Berührung der Fingerspitze eines Menschen. Möglich wäre es immerhin, dass auch die Schwerkraft auslösend wirkt, indem sie einen Druckunterschied in der Ober- und Unterseite eines horizontal gelegten Pflanzentheils herstellt[1]. Gegen eine solche, freilich durchaus problematische Annahme kann wenigstens die Geringfügigkeit des etwa einer Wassersäule von der Höhe eines Wurzelquerschnittes entsprechenden Druckes nicht als Argument angeführt werden, da schon sehr leichte Körper an den entsprechend sensitiven Organen wirksame Contactreize auszuüben vermögen, die natürlich nicht, auch wenn obige Hypothese richtig sein sollte, als Maassstab für geotropische Sensibilität dienen können.

Wie oben hervorgehoben, kommt es jedenfalls auf ungleiche Beeinflussung opponirter Flanken an, um heliotropische, resp. geotropische Bewegungen zu veranlassen, deren Richtung naturgemäss von Licht-, resp. Schwerkraftrichtung abhängt. Demgemäss können wir mit gleichem Rechte die Lichtrichtung oder die differente Lichtwirkung (den Lichtunterschied) auf die opponirten Seiten der sensitiven Theile als auslösende Ursache bezeichnen, und von einem Lichtunterschied als Ursache dürften wir auch dann noch sprechen, wenn sich herausstellen sollte, dass die Pflanze nicht jede beliebige Helligkeit zu unterscheiden vermag, sondern zur heliotropischen Auslösung nur Strahlen befähigt sind, deren Schwingungsebene unter bestimmtem Winkel die sensitiven Theile trifft oder durchwandert. Eine bestimmte Entscheidung in dieser die Bedingungen für heliotropische Auslösung näher präcisirenden Frage erlauben die bisherigen Erfahrungen nicht, nach teleologischen Gesichtspunkten beurtheilt dürfte es aber, wie auch Darwin[2] annimmt, für die Pflanzen vortheilhafter sein, wenn ein beliebiger Helligkeitsunterschied in der sensitiven Zone als ein zu heliotropischer Krümmung führender Reiz wirkt. Sollte es vielleicht einmal gelingen, Wanderungen des Protoplasmakörpers oder von Theilen dieses als vom Licht abhängige Vorgänge zu erkennen, aus denen sich die heliotropischen Krümmungen als weitere Folgen ableiten lassen[3], so könnte eine solche bedeutsame Errungenschaft allenfalls gestatten, lichtfliehende oder lichtwärts wandernde Protoplasmakörper als Ursache des Heliotropismus zu bezeichnen; die obigen Fragen

---

1) Vgl. II, p. 326, u. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 146. — Welche Bedeutung für den auslösenden Vorgang (auch bei Heliotropismus) die Dicke der sensitiven Pflanzentheile hat, lässt sich a priori nicht sagen und aus bisherigen Erfahrungen nicht entnehmen. In den thatsächlich erzielten Bewegungen spielt natürlich die Beeinflussung der mechanischen Ausführung durch die Dicke der Bewegungszone eine Rolle.

2) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 398. Die von Darwin angeführten Versuche sind freilich für diese Frage nicht entscheidend. Auch Wiesner's Argumente (Bot. Ztg. 1880, p. 456) sind mit beiden im Text angeführten Möglichkeiten verträglich. Sachs (vgl. H. Müller, Flora 1876, p. 92; Sachs, Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1880, Bd. 2, p. 487) hat das Verdienst, darauf aufmerksam gemacht zu haben, dass vielleicht der Bewegungsrichtung des Lichtes ein entscheidender Antheil zufalle. Die bezüglichen Fragen sind übrigens von Sachs nicht so weitgehend zergliedert, wie oben geschah (vgl. auch Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 213).

3) So scheint sich Sachs (Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1880, Bd. 2, p. 487) die zum Heliotropismus führende Wirkung des Lichtes zu denken. — Ueber die Abhängigkeit der Bewegungen des Protoplasmakörpers vom Licht vgl. II, § 78 u. 82.

aber sind damit nicht schlechthin entschieden. Denn solche Wanderungen, wie sie frei lebende und auch in Zellhaut eingeschlossene Protoplasmaorganismen thatsächlich ausführen, sind sicher selbst nur Folgen der auslösenden Action des Lichtes und kennzeichnen nicht die ersten, durch einseitige Beleuchtung in den sensitiven Organen erzielten Veränderungen.

Reactionszeit und Reactionsbedingungen.

§ 68. Eine entsprechende Sensibilität ist zwar die erste und unerlässliche Bedingung für Entstehung geotropischer oder heliotropischer Bewegungen, deren Verlauf indess auch von der Bewegungsfähigkeit der ausführenden Theile abhängt, und mit dem Erlöschen dieser Bewegungsfähigkeit wird natürlich keine Krümmung bemerklich werden, selbst wenn Licht und Schwerkraft auslösende Wirkungen erzielen, die anderenfalls eine heliotropische oder geotropische Bewegung zur Folge haben würden. Muss das Bestreben dahin gerichtet sein, die für diese Bewegungen bedeutungsvollen Factoren einzeln zu bestimmen, so lässt sich doch zur Zeit nur unbestimmt oder gar nicht abschätzen, in wie weit ungleiche Bewegungsschnelligkeit von specifisch differenter Sensibilität oder Actionsfähigkeit abhängt, die übrigens beide mit den Entwicklungsstadien und mit äusseren Verhältnissen variabel sind. Es ist dieses für alle Fälle zu beachten, in denen nach der erzielten Bewegung die geotropischen, resp. heliotropischen Eigenschaften bemessen werden. Die unter gleichen Bedingungen in der Zeiteinheit sich ergebende Krümmungsgrösse, der specifische Geotropismus, resp. Heliotropismus [1]), stellt also gleichfalls nur das aus dem Zusammenwirken der verschiedenen Factoren sich ergebende Resultat vor.

Ehe auf einen durch einseitigen Angriff von Licht oder Schwerkraft erzielten Reiz eine wirkliche heliotropische oder geotropische Bewegung erfolgt, verstreicht eine kürzere oder längere Zeit (II, p. 313), die Zeit der »latenten Reizung«. Weiterhin schreiten dann die inducirten Bewegungen nach Aufhören des Reizes noch einige Zeit fort und merkliche Krümmungen können an genügend empfindlichen Objecten eintreten, wenn vor Beginn der Bewegung die auslösende Einwirkung von Licht oder Schwerkraft sistirt wird. Es handelt sich hier um Nachwirkungen, die in Folge der inducirten Zustände nicht nur in diesen, sondern überhaupt in den mannigfachsten Fällen bemerklich werden (vgl. II, p. 119).

Geotropische Nachwirkung wurde von Sachs [2]) an Sprossen verfolgt, die bis zu eben bemerklich werdender Krümmung in horizontaler Lage gehalten und dann aufrecht gestellt oder auch um 90 Grad um die eigene Achse gedreht wurden. Es wurde dann eine in den nächsten 1—3 Stunden fortdauernde Krümmungsbewegung beobachtet. An Wurzeln scheint die geotropische Nachwirkung im Allgemeinen nur gering zu sein, da Sachs [3]) eine solche nicht beobachtete, während Frank [4]) und Cisielski [5]) von Nachwirkung sprechen. Eine lehrreiche Nachwirkung besonderer Art ist auch das II, p. 329 mitgetheilte Verhalten, dass

1) Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 239.
2) Flora 1873, p. 325.
3) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 472.
4) Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 32.
5) Cohn's Beiträge z. Biologie 1872, Bd. 1, Heft 2, p. 16 u. 21.

nach Abschneiden der allein sensiblen Spitze dennoch eine gewisse Krümmung erfolgt, wenn die Wurzel vor dem Decapitiren einige Zeit in horizontaler Lage gehalten worden war.

Heliotropische Nachwirkungsbewegung wurde von H. Müller[1]) an positiv heliotropischen Organen beobachtet, in diesen, auch in dem einzelligen Pilobolus, fernerhin von Wiesner[2]) verfolgt, der ein analoges Verhalten ferner für negativ heliotropische Objecte fand, übrigens an nur wenig heliotropisch empfindlichen Pflanzentheilen eine merkliche Nachwirkungsbewegung vermisste. Beispielsweise sei erwähnt, dass Wiesner in einem Versuche das etwa 2 cm lange epicotyle Glied von Phaseolus multiflorus während einer Stunde mit einer Gasflamme beleuchtete, und als darauf die noch gerade Pflanze ins Dunkle gebracht war, nach 2 Stunden eine erhebliche heliotropische Krümmung ausgebildet fand. Kürzere Zeit dauert nach Darwin[3]) die heliotropische Nachwirkung in den Cotyledonen von Phalaris canariensis, die, nachdem sie 1 Stunde 57 Min. einem Nordostfenster ausgesetzt gewesen waren, im Dunkeln etwa 27 Minuten lang fortfuhren, sich in der bisherigen Richtung zu krümmen. Uebrigens wirkte hier der negative Geotropismus entgegen, welcher eine Aufrichtung der gekrümmten Cotyledonen erstrebte. Wie nicht wohl anders zu erwarten, fand Wiesner, dass diese heliotropische Induction nur unter denselben äusseren Bedingungen zu Stande kommt, welche die Entstehung einer heliotropischen Bewegung gestatten.

Vermöge der Nachwirkung können in kürzeren Intervallen aufeinanderfolgende Lichtwirkungen noch Heliotropismus erzeugen, wenn auch die Dauer der einzelnen Lichtwirkung zu kurz ist, um eine merkliche Bewegung im Gefolge zu haben. In seinen Versuchen operirte u. a. Wiesner[4]) mit Kressekeimlingen, die abwechselnd 1 Secunde lang durch eine Gasflamme einseitig beleuchtet und 2 Secunden lang verdunkelt wurden. Nachdem dieses während 25 Minuten fortgesetzt worden war, krümmten sich die nun dunkel gehaltenen Keimlinge anscheinend ebenso stark als solche, die zuvor während 25 Minuten von der gleichen Gasflamme continuirlich beleuchtet gewesen waren. Offenbar kann durch einseitige Beleuchtung bestimmter Intensität der Heliotropismus höchstens mit einer gewissen Schnelligkeit inducirt werden, die auch noch in der angewandten intermittirenden Beleuchtung erreicht wurde.

Eine gewisse Schwelle muss aber die Intensität des auslösenden Agens überschreiten, um eine wahrnehmbare heliotropische oder geotropische Wirkung zu erzielen. Zur Erzeugung heliotropischer Krümmung bedarf es freilich für manche sensitive Pflanzen einer sehr schwachen einseitigen Beleuchtung, die ein Lesen grösserer Schrift längst nicht mehr gestattet[5]) Andere Pflanzen krümmen sich aber erst in stärkerer Beleuchtung, und früher (II, p. 302) sind Objecte genannt, deren negativer Heliotropismus nur in intensivem, einseitig auffallendem Licht zu Stande kommt. Unter Benutzung der Centrifugalkraft kann auch gezeigt werden, dass geotropische Bewegung nur bei gewisser Intensität jener erzielt wird, und u. a. reicht zur Erzeugung von Krümmung nicht die geringe Centrifugalkraft aus, welche bei langsamer Rotation der horizontalen Achse des Klinostaten erhalten wird (vgl. II, § 63).

Werden Licht-, resp. Centrifugalwirkung gesteigert[6]), so nimmt zunächst die heliotropische, resp. geotropische Krümmung zu, doch besteht in dieser Hin-

1) Flora 1876, p. 89.

2) Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 61, u. 1880, II, p. 87.

3) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 395.

4) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 25; Beobachtungen über Pilze, ebenda p. 87.

5) Vgl. u. a. Darwin, l. c., p. 388.

6) Ueber Umwendung heliotropischer Bewegungen mit gesteigerter Intensität des auslösenden Agens vgl. II, p. 303.

sicht sicher kein einfaches Verhältniss und hinsichtlich des Heliotropismus dürfte wohl allgemein bei einer specifisch verschiedenen Intensität des einseitig einfallenden Lichtes die ansehnlichste krümmende Wirkung erreicht werden, bei einer allzu gesteigerten Helligkeit endlich, wie das Wachsthum, der Heliotropismus ausbleiben. Freilich ist der Erfolg nicht allein das Resultat heliotropischer Wirkung, da, ganz abgesehen von dorsiventralen Gebilden, mit zunehmender Beleuchtung auch andere für Bewegung und Bewegungsfähigkeit bedeutungsvolle Verhältnisse modificirt werden (vgl. II, § 62). Auch bedarf die oben erwähnte Beziehung einer Erweiterung für die Pflanzentheile, deren heliotropische Gleichgewichtslage mit steigendem Licht sich ändert (II, p. 303). Ferner sei hier nochmals bemerkt, dass die Bewegungsgrösse nicht allein von der ersten auslösenden Wirkung des Lichts in den sensiblen Theilen abhängt, übrigens auch wohl diese Auslösung sicher nicht in geradem Verhältniss zum Lichte steht.

Eine Steigerung der geotropischen Wirkung ist aus den Centrifugalversuchen von Sachs[1]) und Elfving[2]) zu entnehmen, indem der erstere mit gesteigerter Centrifugalkraft eine Verkleinerung des Grenzwinkels der Seitenwurzeln fand, während in den Versuchen Elfving's der Winkel sich verkleinerte, welchen Hauptwurzeln unter den gegebenen Culturbedingungen (in feuchter Luft) mit der Vertikalen bildeten. Freilich könnte hierbei der mit der Centrifugalwirkung gesteigerte mechanische Zug eine Rolle mitgespielt haben, der einem negativen Geotropismus natürlich entgegenwirkt. Letzterer wurde demgemäss durch Centrifugalwirkung sicher gesteigert, wenn, wie Dr. Schwarz fand, bei einer die Beschleunigung der Schwere ansehnlich übertreffenden Centrifugalkraft schon die jungen Fruchtträger von Mucor mucedo, die sonst senkrecht gegen das Substrat gerichtet sind, einen Winkel mit den dem Rotationsradius parallelen Culturflächen bildeten. Bei Anwendung ansehnlicher Centrifugalkraft (31 g) beobachtete ferner Dr. Schwarz[3]), dass unter dem Einfluss des mit dem Gewicht vermehrten statischen Momentes die senkrecht gegen den Rotationsradius aufgestellten Keimpflanzen von Lupinus luteus an dem unteren Theil des hypocotylen Gliedes, dem mechanischen Zuge folgend, sich nach Aussen bogen und eine **S**-Form annahmen, weil in dem oberen Theil des hypocotylen Gliedes, an dem ja ein geringeres statisches Moment wirkt, die negativ geotropische, also nach dem Rotationscentrum hinzielende Krümmung überwog. Nach diesen Versuchen steigt jedenfalls die geotropische Wirkung langsamer als die Centrifugalkraft, da das der letzteren proportional zunehmende statische Moment bei höherer Centrifugalwirkung das geotropische Krümmungsbestreben zu überwinden vermochte. Letzteres nimmt übrigens mit der Centrifugalkraft merklich zu, da an Lupinen, die in gewöhnlicher Weise horizontal gestellt waren, schon ein geringeres, durch angehängte Gewichte erzeugtes statisches Moment ausreichte, um den negativen Heliotropismus in dem unteren Theil des hypocotylen Gliedes zu überwinden.

Ueber die Abhängigkeit der heliotropischen Bewegung von der Lichtintensität hat Wiesner[4]) ausgedehntere Versuche angestellt. Nach der erzielten Krümmungsgrösse berechnen sich aus dem Abstand der Objecte von der Gasflamme folgende Lichtintensitätswerthe, wenn die Lichtstärke in der Entfernung 1m = 1 gesetzt wird. (Tab. s. folg. Seite.)

Für die empfindlichen Objecte war die untere Grenze in der geringsten angewandten Lichtstärke noch nicht erreicht. Das Längenwachsthum der Pflanzen erlosch in einigen Pflanzenarten erst bei höherer, bei andern schon bei geringerer Lichtintensität als der Heliotropismus, jedenfalls muss aber die durch allseitige Beleuchtung in intensivem Licht erzielte Verlangsamung, resp. Sistirung des Wachsthums ein für die Erfolge der heliotropischen Auslösung mitbestimmender Factor sein. Uebrigens steigt offenbar die Curve

---

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 607.

2) Beitrag zur Kenntniss d. Einwirkung d. Schwerkraft auf d. Pflanzen 1880, p. 33; Separatabz. aus Acta Soc. Scient. Fenn., Bd. 12.

3) Mittlerweile veröffentlicht in Unters. d. bot. Instituts zu Tübingen 1881, Heft 1, p. 80.

4) Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 40.

	Obere Grenze	Optimum	Untere Grenze jedenfalls unter
Vicia sativa. Epicotyles Glied	204	0,44	0,008
Lepidium sativum. Hypocotyles Glied	816	0,25—0,11	0,008
Pisum sativum. Epicotyles Glied	210	0,11	0,008
Vicia faba. Epicotyles Glied	123	0,16	0,012
Phaseolus multiflorus. Epicotyles Glied	123	0,11	0,008
Helianthus annuus. Hypocotyles Glied	330	0,16	0,027
Salix alba. Etiolirte Triebe	über 400	6,25	1,560

für heliotropische Erfolge von dem Minimum ab zunächst steiler, als weiterhin mit der Annäherung an das Optimum[1]).

Unter negativ heliotropischen Organen fand Wiesner (l. c., p. 43) die untere Grenze der Lichtstärke für das hypocotyle Glied der Mistel = 22, für die Keimwurzel von Sinapis alba etwas kleiner als 1[2]). In den angewandten Lichtintensitäten wurden für die genannten Pflanzen Optimum und obere Grenze nicht gefunden, doch ist wohl nicht zu zweifeln, dass diese mit genügender Steigerung der Beleuchtung erzielt wären. — Die anderweitige Literatur über unsern Gegenstand ist bei Wiesner angegeben, auch hat dieser einige Versuche mit Sonnenlicht ausgeführt, aus denen hervorgeht, dass für dieses analoge Verhältnisse wie für Gaslicht gelten.

Die geotropische Wirkung (analoges gilt für Heliotropismus) ändert sich natürlich mit dem Winkel, unter welchem der Pflanzentheil gegen die Verticale geneigt ist. Nach den Beobachtungen von Sachs[3]) würde bei Horizontalstellung orthotroper Organe die intensivste geotropische Action erreicht sein, die nach Elfving[4]) hingegen an den mit der Spitze aufwärts gerichteten Wurzeln eintreten soll, auf die allerdings wohl bei genau verticaler Stellung die Schwerkraft keine geotropische Wirkung ausüben mag, welche jedoch mit jeder Neigung eintritt, die schon der autonomen Nutationen halber nicht ausbleibt[5]). Lässt sich bei unserer Unbekanntschaft mit den Ursachen der Sensibilität nicht ohne weiteres behaupten, dass die auslösende Wirkung der Schwerkraft (ebenso des Lichtes) durch die gegen orthotrope Organe rechtwinklige Componente bemessen wird, so sind doch die von Elfving angeführten Argumente für dessen Annahme nicht entscheidend. Denn die mit Verstärkung der Centrifugalkraft erreichte Verkleinerung des Neigungswinkels an Wurzeln, die unter den gegebenen Culturbedingungen mit der Verticalen einen Winkel bilden, lehrt zunächst nur, dass mit der Intensität des auslösenden Agens die geotropische Wirkung zunimmt. In radiär gebauten Rhizomen, die bei horizontaler Stellung ihre geotropische Gleichgewichtslage finden (II, p. 298), kann übrigens die maximale auslösende Wirkung bei einer Ablenkung von höchstens 90 Grad erreicht sein, denn nach der Aufrichtung kehren diese Rhizome auf dem kürzesten Wege in die horizontale Lage zurück.

1) Vgl. auch Darwin, l. c., p. 417.

2) Dass überhaupt die Erzielung von negativem Heliotropismus vielfach intensiver Beleuchtung bedarf, ist II, p. 302 mitgetheilt.

3) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 240; Flora 1873, p. 325.

4) Beitrag zur Kenntniss d. Wirkung d. Schwerkraft auf d. Pflanzen 1880, p. 32; Separatabz. aus Acta Soc. Scient. Fenn., Bd. 12.

5) Vgl. Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 458; Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 90.

Vielleicht nimmt, wie auch Sachs[1]) vermuthet, die krümmende Wirkung unter Umständen schneller ab, als der Neigungswinkel. Wenigstens lassen vielleicht diese Deutung radiär gebaute Organe zu, die nur bis zu einem bestimmten Grenzwinkel sich krümmen und in dieser plagiotropen Gleichgewichtslage weiter wachsen.

Einfluss äusserer Verhältnisse auf heliotropische und geotropische Bewegungen.

§ 69. Die heliotropischen und geotropischen Eigenschaften können nicht nur nach den Entwicklungsstadien, sondern auch unter dem Einflusse äusserer Verhältnisse variiren[2]). In dieser Hinsicht ist früher (II, p. 303) mitgetheilt, dass zu negativem Heliotropismus mit gewissem Alter Pflanzentheile befähigt werden, die in jüngeren Entwicklungsstadien positiv heliotropisch waren. Ferner wachsen die Rhizome nicht weniger Pflanzen zunächst in horizontaler oder wenigstens geneigter Lage, um weiterhin, sei es nun in demselben Sommer oder im folgenden Jahre, sich über den Boden als orthotrope Sprosse zu erheben. Die Ursache hierfür liegt in inneren Zustandsänderungen, die gleichzeitig die geotropische Reactionsfähigkeit modificiren und die Entwicklung von Laubblättern u. s. w. an dem fortwachsenden Triebe herbeiführen. Ein solches Verhalten ist für viele mit Rhizomen perennirende Pflanzen bekannt, und es möge deshalb hier genügen, an Sparganium, Sagittaria[3]), Equisetum erinnert zu haben.

Analoge Aenderungen werden öfters durch Wegschneiden oder durch Hemmung des Wachsens anderer Pflanzentheile herbeigeführt. Bekannt ist, dass bei vielen Coniferen nach dem Decapitiren des Hauptstammes ein oder einige Seitentriebe sich aufrichten und mehr oder weniger vollkommenen Ersatz für die Hauptachse bilden[4]). Ebenso wird nach Sachs[5]) die abgeschnittene Hauptwurzel der Bohne durch eine Seitenwurzel ersetzt, und Darwin[6]) constatirte, dass eine oder einige der der Spitze der Hauptwurzel nächsten Seitenwurzeln sich durch verstärkten Geotropismus vertical abwärts stellten, wenn ohne Tödtung der Spitze deren Wachsthum durch Quetschung gehemmt war. Ferner bewirkt ein Wegschneiden der oberirdischen Triebe vielfach, dass diese durch Aufwärtswachsen der nun zu beblätterten Trieben auswachsenden Rhizome ersetzt werden. Dieses wurde u. a. an Sparganium ramosum, Sagittaria[7]), an der Kartoffel[8]), an Cordyline und Yucca[9]) beobachtet und trifft wohl für alle

---

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 240.

2) Wir berücksichtigen hier nicht die vom Erlöschen der Wachsthumsfähigkeit herrührenden Hemmungen des Heliotropismus und Geotropismus, setzen ferner voraus, dass die für die Bewegungsfähigkeit nothwendigen äusseren Bedingungen geboten sind.

3) An diesen Pflanzen machte schon Dutrochet (Recherches anatom. et physiologiques 1824, p. 111) derartige Beobachtungen.

4) Kunze, Flora 1851, p. 145; Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 280. — Vgl. auch Duhamel, Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 112.

5) Ebenda 1874, Bd. 1, p. 622.

6) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 159.

7) Göbel, Bot. Ztg. 1880, p. 818.

8) C. Kraus, Flora 1880, p. 54.

9) Sachs, l. c., 1880, Bd. 2, p. 484.

Rhizome zu, die normalerweise in ihrem Entwicklungsgang endlich in Laubsprosse auswachsen. Für andere Wurzelstöcke wird ein solcher Erfolg nicht immer erzielt, denn nach Göbel[1]) änderte das Rhizom von Adoxa moschatellina seine Wachsthumsrichtung nicht, als die blühenden Sprosse entfernt worden waren.

Bei Sparganium ramosum und Scirpus maritimus scheint einen ähnlichen Erfolg wie Abschneiden nach Elfving[2]) schon eine geringe Knickung oder Quetschung der oberirdischen Theile zu erzielen, und der endliche Wachsthumsstillstand, resp. das Absterben dieser ist im normalen Entwicklungsgang der Pflanzen offenbar ein für das Auswachsen der Rhizomknospe zu Laubsprossen bedeutungsvoller Factor.

Obige Resultate sind Beispiele von Erfolgen, die aus den mannigfachen Wechselwirkungen der Glieder eines Pflanzenkörpers untereinander entspringen (vgl. § 38—40). Durch welche besondere Verkettung die Beseitigung eines Gliedes die Wachsthumsthätigkeit und die geotropische Reactionsfähigkeit modificirt, ist nicht ermittelt, jedenfalls dürfen wir aber nicht schlechthin als einzige Ursache eine verstärkte Nährstoffzufuhr ansprechen, die immerhin ein mitwirkender Factor sein mag.

Von anderweitigen Beobachtungen über die Beeinflussung geotropischer oder heliotropischer Bewegungen durch äussere Einflüsse kann hier nur Weniges mitgetheilt werden, wenngleich manche derartige Erfolge für die Einsicht in diese Richtungsbewegungen von Bedeutung werden dürften. Ein gewisser Einfluss auf die heliotropische oder geotropische Bewegung entspringt wohl immer aus den Culturbedingungen, unter welchen eine Pflanze erwuchs, resp. unter denen sie während der Reactionszeit gehalten wird. So scheinen sehr gewöhnlich etiolirte Pflanzen sich stärker heliotropisch, als im Licht erzogene Pflanzen zu krümmen[3]), und nach H. Müller[4]) und Darwin[5]) macht eine vorausgegangene Verdunklung die Lichtpflanzen gegen einseitige Beleuchtung empfindlicher.

Offenbar ist es eine Folge der durch Culturbedingungen erzielten Reactionsfähigkeit, dass, wie Sachs[6]) fand und Elfving[7]) bestätigte, die in feuchter Luft gehaltenen Keimwurzeln sich nicht immer bis zur Verticalstellung geotropisch krümmen. Die Hauptwurzeln verhalten sich also dann analog wie die nur bis zu

---

1) L. c., p. 791.

2) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 492. — Richtungsänderungen werden zuweilen auch durch parasitische Pilze erzielt. Vgl. die von Darwin (l. c., p. 161) angeführten Beispiele. Nach den Beobachtungen Elfving's scheint es nicht unmöglich, dass auch schon Einsetzen der Rhizome in Wasser verstärkten Geotropismus herbeiführt. Auch wachsen nach Göbel (p. 819) die Rhizomsprosse der Kartoffel in nassen Sommern zuweilen zu Laubtrieben aus.

3) Immer trifft dieses nicht zu nach Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 7.

4) Flora 1876, p. 91. 5) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 417.

6) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 445. — Ueber die Bedeutung des vom Contact mit Bodentheilchen herrührenden Reizes auf Krümmungen vgl. II, § 72. Auch fand Sachs (l. c., p. 627), dass bei wiederholter Umkehrung der spezifische Geotropismus der Seitenwurzeln allmählich abnahm.

7) Beitrag zur Kenntniss d. Einwirkung d. Schwerkraft auf Pflanzen 1880, p. 32; Separatabz. aus Acta Soc. Scient. Fenn., Bd. 12.

einem bestimmten Grenzwinkel sich krümmenden Nebenwurzeln[1]) und wachsen wie diese in schief absteigender oder horizontaler Richtung weiter, kehren auch nach Elfving zu diesem Grenzwinkel zurück, wenn durch Aufrichtung eine geotropische Bewegung veranlasst wird. Ferner wird, wie an Nebenwurzeln, durch verstärkte Centrifugalkraft eine Verkleinerung des Grenzwinkels herbeigeführt.

Die inneren Dispositionen, somit auch die von äusseren Verhältnissen abhängigen, müssen überhaupt einen gewissen Einfluss auf die Reactionsfähigkeit des Organismus ausüben (vgl. II, § 27). Dieses ist auch bei Beurtheilung des Zusammengreifens von Geotropismus und Heliotropismus zu beachten, die zwar besonderen Qualitäten von Sensibilität entspringen, die jedoch keine unveränderlichen Grössen sind, und zudem werden in gegebenen Fällen vielleicht dieselben mechanischen Mittel zur Ausführung heliotropischer und geotropischer Bewegungen in Anspruch genommen. Angenommen, es sei z. B. durch geotropische Wirkung eine so weit gehende Turgordifferenz hergestellt, als es die Eigenschaften der Pflanze gestatten, so wird eine weitere Steigerung durch Hinzutreten einer gleichsinnig gerichteten heliotropischen Auslösung nicht mehr eintreten, und die aus einem Zusammengreifen von Heliotropismus und Geotropismus entspringende Krümmungsthätigkeit entspricht natürlich nicht der Summe der durch Einzelwirkung von Geotropismus oder Heliotropismus erzielten Erfolge. Immerhin darf man aber von einem Zusammenwirken des Geotropismus und Heliotropismus sprechen, und im Lichte der obigen, hier nicht weiter auszuspinnenden Erwägungen ist es auch verständlich, warum bei überwiegendem Heliotropismus gleichsinnig oder entgegengesetzt gerichtete Bestrebungen des Geotropismus in dem Resultate nicht zu auffallender Geltung kommen und eine vorausgegangene heliotropische Induction ein gewisses Hinderniss für geotropische Reactionsfähigkeit ist[2]). Bei gleichzeitiger heliotropischer und geotropischer Empfindlichkeit wird aber die endliche Gleichgewichtslage eine Resultante der gleichsinnig oder entgegengesetzt gerichteten geotropischen und heliotropischen Bestrebungen sein[3]).

So wie nicht bekannt ist, warum der eine Pflanzentheil positiv, der andere negativ heliotropisch, resp. geotropisch reagirt, wissen wir auch die Gründe nicht anzugeben, die zu einer Veränderung der Reactionsfähigkeit führen und z. B. bewirken, dass Anfangs positiv heliotropische Organe weiterhin negativ heliotropisch werden (vgl. II, p. 302). Die Ursachen hierfür könnten ebensowohl in veränderter Sensibilität, als auch darin liegen, dass trotz der gleichen, von den sensiblen Organen ausgehenden Impulse ein anderes Resultat der modificirten inneren Dispositionen halber erzielt wird. Vielleicht handelt es sich auch nur um eine Modification in quantitativer Hinsicht, denn der erzielten Bewegung lässt sich nicht ansehen, aus welchen und aus wie vielen Componenten sie sich als Resultante ergibt[4]). Möglicherweise sind also überhaupt in jedem Pflanzentheil positiv und negativ heliotropische, resp. geotropische Bestrebungen vereint, doch können zwingende Gründe für eine solche allgemeine Schlussfolgerung nicht geltend gemacht werden. Die auf

---

1) Ueber die mit Culturbedingungen veränderlichen Grenzwinkel der Nebenwurzeln vgl. Sachs, l. c., 1874, Bd. 1, p. 609 u. 623.

2) Vgl. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 55 u. 63.

3) Auf solches Zusammenwirken hat Dutrochet (vgl. II, p. 294) allgemein hingewiesen. Speziell das Zusammengreifen von Heliotropismus und Geotropismus wurde von Mohl (Vegetabil. Zelle 1851, p. 140) hervorgehoben und von H. Müller (Flora 1876, p. 94) verfolgt.

4) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 211.

Annahme positiv und negativ heliotropischer, resp. geotropischer Zellen gebauten Schlussfolgerungen ruhen deshalb auf einer möglichen, indess durch die Thatsachen nicht gebieterisch geforderten Hypothese[1]. Uebrigens könnten positive und negative Bestrebungen auch schon in der einzelnen Zelle in Antagonismus treten, so gut wie ja ein einzelliger Mucor aus positiv und negativ geotropischen Gliedern aufgebaut ist. Auch ist denkbar, dass die Richtung der Krümmungsbewegung mit der Intensität des auslösenden Agens umgekehrt wird, doch stimmen die thatsächlichen Beobachtungen nicht mit N. J. C. Müller's[2] Annahme, nach welcher je nach der Lichtintensität jeder Pflanzentheil zu positiv oder negativ heliotropischer Krümmung gebracht werden kann. Ferner muss nicht nothwendig durch den Antagonismus positiver und negativer Elemente erreicht sein, dass die einem radiären Bau entsprechend reagirenden Organe sich nicht orthotrop stellen[3], denn z. B. die spezifische Sensibilität könnte recht wohl derartig sein, dass gerade in plagiotroper Stellung die zu weiterer Krümmungsbewegung führenden Impulse aufhören, resp. einem Gleichgewichtszustand entsprechen, und auch in plagiotropen Organen müssen die zur Krümmung führenden Fähigkeiten nicht unveränderliche Grössen sein. Die Verkleinerung des Grenzwinkels an plagiotropen Seitenwurzeln mit Steigerung der Intensität des auslösenden Agens (vgl. II, p. 334) lässt vermuthen, dass die fragliche Stellung als eine Resultante sich ergibt, in der übrigens eventuell einige Factoren von dem einseitigen Angriff der Schwerkraft abhängen können und mit dieser nicht in demselben Verhältniss variiren müssen. (vgl. II, § 71).

In wie weit es fernerhin gelingen wird, die inneren Ursachen aufzudecken, warum die einen Organe sich positiv, die anderen sich negativ krümmen, ist vorläufig nicht abzusehen. Jedenfalls lässt sich eine bestimmte Hypothese in dieser Richtung zur Zeit nicht aufstellen, und verfehlt ist die Vermuthung Wolkoff's[4], nach welcher der negative Heliotropismus zu Stande kommen soll, indem die Lichtstrahlen so in den Pflanzentheilen gebrochen werden, dass factisch die von der Lichtquelle abgewandte Seite die stärker beleuchtete wird. Schon Sachs[5] hat auf das Unzureichende dieser Annahme hingewiesen und gefunden, dass durch Strahlenbrechung entstehende Brennstreifen auch in der vom Licht abgewandten Hälfte positiv heliotropischer Organe zu finden sind.

Die plagiotrope Richtung dorsiventraler Pflanzentheile ist auch nur theilweise als Resultante verschiedener Factoren verständlich (vgl II, § 61, 74), während die Ursachen für plagiotrope Gleichgewichtslage radiär gebauter Organe unbekannt sind. Eine Erklärung gibt auch Frank's[6] Hypothese nicht, die eine Polarität der Zellhäute annimmt, vermöge welcher nur in einer bestimmten, also eventuell der plagiotropen Stellung entsprechenden Lage, ein Gleichgewichtszustand erreicht wird. Ohne irgend triftige Gründe ist hier alles der Zellhaut zugeschoben, während doch weit eher lebendige Theile des Organismus und das Zusammenwirken verschiedener Umstände für das Resultat entscheidend sein dürften. Uebrigens hat Frank seine Theorie auch auf Pflanzentheile ausgedehnt, deren plagiotrope Stellung unzweifelhaft durch Zusammenwirken verschiedener Umstände zu Stande kommt, und für die nicht erforderlich ist, dass schon heliotropische oder geotropische Wirkung für sich allein eine zur Richtung von Licht oder Schwerkraft senkrechte Stellung zu bewirken suchen (vgl. II, § 74).

---

1) Eine solche Vereinigung positiver und negativer Zellen ist von Wiesner (l. c., 1880, II, p. 21) angenommen. Auch Sachs' (Lehrbuch, III. Aufl., p. 748) Anschauung lässt solche Vereinigung zu.

2) Botan. Untersuchungen 1872, Bd. 1, p. 59. — Vgl. II, p. 302.

3) Auf diese Möglichkeit hat hingewiesen Elfving, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 494. — Von dorsiventralen Organen, in denen nachweislich gewöhnlich einige Componenten für die Stellung entscheidend sind, sehen wir hier ab.

4) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 293. 5) Lehrbuch, IV. Aufl., 1874, p. 810.

6) Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 80.

Heliotropische Wirkung der Strahlen verschiedener Wellenlänge.

§ 70. Die ansehnlichste heliotropische Wirkung kommt den stärker brechbaren, eine nur geringere den minder brechbaren Strahlen des Spektrums zu, in welchen wenig empfindliche Pflanzentheile theilweise nur eine geringe oder gar keine merkliche Krümmung ergeben. Dabei zeigt die über dem Spektrum construirte Curve, ausser dem Hauptmaximum in den stärker brechbaren Strahlen, ein zweites, kleineres Maximum in den schwächer brechbaren Strahlen, wie von Guillemin constatirt und im Näheren von Wiesner verfolgt wurde, nach dessen Versuchen sich folgendes Verhältniss herausstellt.

Für heliotropisch empfindlichere Pflanzen, wie Keimlinge von Vicia sativa, Helianthus, liegt das Hauptmaximum heliotropischer Wirkung zwischen Ultraviolett und Violett. Von hier ab sinkt dann die nach der Krümmungsgeschwindigkeit bemessene heliotropische Kraft allmählich bis Grün, wird in Gelb Null, beginnt wieder in Orange und steigt continuirlich bis zu dem zweiten, kleineren Maximum im Ultraroth. Bei heliotropisch weniger empfindlichen Pflanzentheilen erlischt die Wirksamkeit der verschieden brechbaren Strahlen nach Maassgabe ihrer heliotropischen Wirkungsgrösse, so dass der Reihe nach Orange, dann Roth und Grün, sodann Ultraroth und Blau u. s. w. unwirksam werden. Je weniger empfindlich ein Pflanzentheil ist, um so mehr erweitert sich also im Allgemeinen der heliotropisch unwirksame Spektralbezirk, und an weniger stark reagirenden Pflanzen rufen endlich nur noch stärker brechbare Strahlen Heliotropismus hervor. Den positiv heliotropischen Pflanzen gleich verhalten sich die negativ heliotropischen Organe, die, weil sie durchgehends in geringerem Grade empfindlich sind, hauptsächlich in den stärker brechbaren Strahlen starken Heliotropismus zeigen, doch fand Wiesner an den Wurzeln von Sinapis alba und Hartwegia comosa auch im Ultraroth und wohl auch in dem äussersten sichtbaren Roth nachweisbare heliotropische Wirkung.

Ganz übereinstimmend dürfte übrigens für verschiedene Pflanzen die Curve heliotropischer Wirksamkeit nicht ausfallen. Vielleicht kommt den Perithecienträgern von Claviceps microcephala eine relativ ansehnliche Empfindlichkeit gegen die schwächer brechbaren Strahlen zu, da jene nach G. Kraus[1]) hinter einer Lösung von Kalibichromat anscheinend ebenso starken Heliotropismus zeigen, als hinter einer Lösung von Kupferoxydammoniak. Letztere, welche die stärker brechbaren Strahlen durchlässt, wirkt ausserdem durchgehends viel energischer als Lösung von Kalibichromat, durch welche die gelben und schwächer brechbaren Strahlen passiren und hinter der viele Pflanzen überhaupt keine heliotropische Bewegung zeigen. Dieses erklärt sich schon aus der verhältnissmässig geringen Wirksamkeit der durchgelassenen Strahlen, ausserdem wird aber nach Wiesner die heliotropische Wirkung von Orange und Roth durch Beimengung von Gelb geschwächt.

Die Wirkung, welche bei allseitiger Beleuchtung die verschieden brechbaren Strahlen auf das Längenwachsthum ausüben, stimmt insoweit mit den heliotropischen Erfolgen überein, als die Strahlen geringerer Wellenlänge das Längenwachsthum am meisten retardiren. Doch wird letzteres auch durch Gelb

1) Bot. Ztg. 1876, p. 505.

gehemmt, das in den von Wiesner untersuchten Pflanzen keine heliotropische Bewegung erzeugte[1]).

Untersuchungen über den Einfluss der Lichtfarben, wurden von Poggioli (1817), Zantedeschi[2]), Payer[3]), Dutrochet[4]), Gardner[5]), Guillemin[6]), Sachs[7]), G. Kraus[8]), J. Wiesner[9]) u. A. ausgeführt. Näheres über diese Versuche ist bei Guillemin, Sachs, Wiesner zu finden. Bemerkt sei nur, dass von älteren Versuchen insbesondere die von Guillemin im prismatischen Spektrum ausgeführten Experimente mit viel Umsicht angestellt sind, und in diesen, ausser dem Hauptmaximum in den stärker brechbaren Strahlen, ein secundäres Maximum in den schwächer brechbaren Strahlen constatirt wurde. Dass Guillemin die Lage der Maxima etwas anders als Wiesner fand, hat wohl zum guten Theil seinen Grund in der Verwendung verschiedenwerthiger Prismen, und Guillemin hebt selbst hervor, wie, je nachdem mit Prismen aus Quarz, Steinsalz oder Flintglas operirt wurde, die Lage der auf das prismatische Spektrum bezogenen Maxima sich der Dispersion und Absorption der Strahlen halber verschob. Wiesner arbeitete mit Flintglasprismen, ferner auch mit farbigen Medien, und benutzte bei Verwendung letzterer vielfach Gaslicht, während das prismatische Spektrum mit Hülfe von Sonnenlicht entworfen wurde. In diesen Versuchen wurden nur heliotropisch empfindliche Pflanzen geprüft, während den Experimenten mit farbigen Medien auch weniger empfindliche Pflanzentheile, wie z. B. etiolirte Triebe von Salix alba unterworfen wurden. Ohne näher auf die Ausführung der Versuche einzugehen, sei hier nur erwähnt, dass Heliotropismus auch hinter einer Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff eintrat, die keine sichtbaren Strahlen durchliess, und dass die heliotropische Wirkung der ultravioletten Strahlen nur im prismatischen Spektrum geprüft wurde.

Die Annahme völliger Unwirksamkeit der schwächer brechbaren Strahlen, die wir insbesondere bei Sachs finden, ist wesentlich auf die hinter einer Lösung von Kalibichromat erhaltenen Resultate basirt, und die negativen Befunde erklären sich aus der relativ geringen Wirksamkeit der schwächer brechbaren Strahlen und der oben erwähnten hemmenden Wirkung, die durch beigemengte gelbe Strahlen erzielt wird. Die schon von Gardner bemerkte, von Guillemin und Wiesner bestätigte seitliche Biegung der dem prismatischen Spektrum exponirten Pflanze, vermöge welcher sich diese nicht genau in der Ebene der auftreffenden Lichtstrahlen krümmen, sondern sich etwas nach den wirksameren Spektralbezirken hin neigen, ist ohne weitläufigere Discussion verständlich. Denn man würde einen analogen Erfolg erhalten, wenn die Pflanze so hinter die Berührungslinie einer rothen und blauen Glasplatte aufgestellt wurde, dass die eine Hälfte der dem Licht zugewandten Peripherie des Pflanzentheils durch blaues, die andere Hälfte durch rothes Licht beleuchtet ist.

Nach den Versuchen von Wiesner, Kraus, Fischer v. Waldheim[10]) verhalten sich Pilze, auch einzellige Mucorineen, wie andere positiv heliotropische Pflanzen. Sorokin's[11]) Angabe, nach der Mucor mucedo und einige andere Pilze im blauen Licht (Kupferoxydammoniak) positiv, im gelben Licht (Kalibichromat) negativ heliotropisch sein sollen, ist nach den Versuchen obiger Forscher nicht zutreffend.

Das Verhalten negativ heliotropischer Pflanzentheile in farbigem Licht wurde von Wolkoff[12]), Sachs[13]), G. Kraus (l. c.), Prantl[14]) und Wiesner (l. c.) untersucht.

Polarisirtes Licht wirkt nach Guillemin[15]) und Askenasy[16]) ebenso wie gewöhnliches Licht.

---

1) Vgl. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 11. Vgl. II, § 33.

2) Bot. Ztg. 1843, p. 620.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 2, p. 99.

4) Ebenda 1843, II sér., Bd. 20, p. 329.

5) London, Edinburgh and Dublin Philosophical Magazine 1844, Bd. 24, p. 7.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1857, IV sér., Bd. 7, p. 154.

7) Bot. Ztg. 1864, p. 361. 8) Ebenda 1876, p. 504.

9) Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 44; 1880, II, p. 10, 87, 89.

10) Bot. Jahresb. 1875, p. 779. 11) Ebenda 1874, p. 214.

12) Mitgetheilt bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 299 (für Luftwurzel von Chlorophytum). 13) Lehrbuch 1874, IV. Aufl., p. 810 (für Epheu).

14) Bot. Ztg. 1879, p. 699 (für Rhizoiden der Farnprothallien).

15) L. c., p. 172. 16) Bot. Ztg. 1874, p. 237.

Anderweitige Wirkungen der Schwerkraft.

§ 71. Durch die Schwerkraft wird in allen Pflanzen eine mechanische, und wenn entsprechende Reizbarkeit vorhanden ist, eine auslösende Wirkung erzielt. Mechanisch wirkt die Schwerkraft, indem ein dem Gewicht entsprechender Zug, ebenso wie jeder andere mechanische Zug, ein für die endliche Gleichgewichtslage, also auch für die Richtungsbewegungen und die damit zusammenhängenden Wachsthumsvorgänge mitspielender Factor ist. Von diesen mechanischen Wirkungen, die einen zu schwachen Stengel verhindern, sich aufrecht zu erhalten, wird gelegentlich in II, § 74 die Rede sein, und erwähnt ist schon (II, p. 334), dass der mit Verstärkung der Centrifugalkraft gesteigerte mechanische Zug, unter Ueberwindung des negativen Geotropismus, eine erdwärts zielende Krümmungsbewegung des hypocotylen Gliedes von Lupinus erzeugen kann.

Bezüglich der auslösenden Wirkungen der Schwerkraft ist mit Rücksicht auf den Geotropismus die Frage zu erwägen, ob die Zuwachsbewegung auch dann beeinflusst wird, wenn Pflanzentheile in ihrer Gleichgewichtslage, also orthotrope Pflanzentheile in verticaler Stellung sich befinden. Für orthotrope Pflanzentheile haben die von Elfving[1]) und von Schwarz[2]) angestellten Versuche übereinstimmend ergeben, dass die Zuwachsbewegung durch die der Achse parallel wirkende Schwerkraft resp. Centrifugalkraft nicht merklich beeinflusst wird, wenn die Organe sich in Gleichgewichtslage befinden, also der Zug der Schwere, resp. der Centrifugalkraft von der Stammspitze zur Wurzelspitze gerichtet ist.

Ein solches Resultat erhielt Elfving für Wurzeln, Schwarz auch für Stengel von Keimpflanzen, als vergleichend die Zuwachsbewegung in normaler Verticalstellung, sowie unter dem Einfluss schwächerer oder sehr starker Centrifugalwirkung bestimmt wurde. Auch fiel die Zuwachsbewegung ebenso aus, als die Pflanzen in horizontaler Lage am Klinostat langsam um die Achse rotirten, also die Schwerkraft senkrecht gegen die Längsachse des Stengels und der Wurzel gerichtet, eine Krümmungsbewegung aber verhindert war. Unter beiderlei Versuchsbedingungen fand Schwarz ferner die Wachsthumsvertheilung in Stengeln und Wurzeln unverändert, d. h. die schnellst wachsende Zone wurde immer in derselben relativen Lage an den Versuchsobjecten gefunden. Also kommen auch nicht, was ja denkbar wäre, Wirkungen wie im Geotropismus zu Wege, in welchem zwar die mittlere Zuwachsbewegung nicht erheblich, die Wachsthumsvertheilung in der durch Schwerkraft beeinflussten Zone aber ansehnlich modificirt wird.

Dagegen fand Elfving die Zuwachsbewegung der Fruchtträger von Phycomyces nitens etwas verlangsamt, als diese umgekehrt, also mit der Spitze erdwärts gekehrt, gehalten wurden, und da diese Objecte in horizontaler Lage,

---

1) Beitrag zur Kenntniss d. Einwirkung d. Schwerkraft in Pflanzen, 1880; Separatabz. aus Acta Soc. Scient. Fenn., Bd. 12.

2) Unters. aus d. bot. Institut in Tübingen 1881, Heft 1, p. 53. — N. J. C. Müller's Angabe (Handbuch d. Botanik 1880, Bd. 1, p. 234), dass verstärkte Centrifugalkraft einen Einfluss auf das Längenwachsthum habe, ist demgemäss irrig.

während die geotropische Krümmung durch langsame Rotation vermieden ist, sich ebenso wie Keimpflanzen verhalten, so dürfte wohl die Wachsthumsschnelligkeit auch anderer orthotroper Pflanzentheile bei inverser Stellung, wenn also die Wurzelspitzen zenithwärts, die Stammspitzen erdwärts gerichtet sind, retardirt werden. Hierfür sprechen die Beobachtungen Vöchting's[1]), nach denen die abwärts gerichteten Aeste von Trauerbäumen langsamer als die aufstrebenden Aeste wachsen, und meine Erfahrungen an den Brutknospen von Marchantia, an denen, sobald die genügenden Wachsthumsbedingungen gegeben sind, alle Rhizoidanlagen auszuwachsen streben, an horizontal gelegten Brutknospen aber nur auf der erdwärts gewandten Fläche Rhizoide erscheinen, weil durch die Schwerkraft das Auswachsen der Haare auf der dem Zenith zugewandten Fläche gehemmt wird. Auch spricht zu Gunsten des Obigen, dass nach Vöchting[2]) an horizontal gelegten Zweigen öfters eine Förderung des Auswachsens von Knospen auf der Oberseite, der Wurzeln auf der Unterseite als Folge der Schwerkraftwirkung zu bemerken ist.

Indem ich auf II, § 63 und die Originalarbeiten verweise, unterlasse ich hier nähere Angaben über die Ausführung der von Elfving und Schwarz angestellten Versuche und bemerke, dass Elfving, resp. Schwarz Centrifugalwirkungen verwandten, welche bis zum 50fachen, resp. 30fachen der Beschleunigung der Schwere gingen.

Um die Fruchtträger von Phycomyces nitens in umgekehrter Lage zu erhalten, benutzte Elfving deren Eigenschaft, vermöge des den Geotropismus überwiegenden Heliotropismus bei einer von unten einfallenden Beleuchtung abwärts zu wachsen. Die auf Brod cultivirten und in einer Feuchtkammer gehaltenen Objecte kamen so abwechselnd in erdwärts und zenithwärts gerichtete Lage, während zugleich zur Erzielung allseitiger Beleuchtung die Pflanzen um eine verticale Achse langsam gedreht wurden. In der Curve der grossen Periode macht sich dann eine relative Hemmung der Zuwachsbewegung während der Stunde bemerklich, in welcher die Pflanzen erdwärts gewandt waren, wie am besten aus den bei Elfving mitgetheilten graphischen Darstellungen zu ersehen ist.

An den linsenförmigen Brutknospen von Marchantia sind die zu Rhizoiden auswachsenden Zellen durch Chlorophyllmangel gekennzeichnet. Dass allseitig diese Zellen mit Realisirung der allgemeinen Wachsthumsbedingungen auszuwachsen streben, lehren vertical aufgestellte Brutknospen, an denen nun auch auf der dem Substrat nicht anliegenden Fläche Rhizoiden reichlich erscheinen, während solche nicht an der aufwärts gewandten Fläche der horizontal gelegten Brutknospen zum Vorschein kommen und sich schon spärlich auf der Oberseite bilden, wenn die Brutknospen unter einem Winkel von etwa 45 Grad aufgestellt sind[3]). Es wird also hier durch die Schwerkraft das Auswachsen der Rhizoidanlagen auf der zenithwärts gewandten Fläche gehemmt, die Fähigkeit des Auswachsens aber nicht vernichtet, da nach dem Umkehren auch an dieser Fläche Rhizoiden erscheinen. Die Production letzterer veranlasst ferner ein durch Contact mit einem festen Körper erzielter Reiz, so dass Rhizoide unter solchen Umständen entgegen der hemmenden Wirkung der Schwerkraft auswachsen. Analog verhalten sich die Brutknospen von Lunularia vulgaris, bei denen jede Rhizoidanlage eine von einer zur anderen Fläche reichende Zelle ist[4]). — Ferner begünstigt nach Leitgeb[5]) die Schwerkraft das Auswachsen von Haaren auf der erdwärts gewandten Seite des Prothalliums der Macrospore von Marsilia quadrifolia.

---

1) Bot. Ztg. 1880, p. 599. 2) Ueber Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 164.

3) Pfeffer, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. 1, p. 77. — Ueber die Induction der Bilateralität in die aus den Brutknospen entwickelten Thalluslappen vgl. II, p. 164.

4) Nach Leitgeb, Bot. Ztg. 1872, p. 766; Kny, Die Entwicklung d. Parkeriaceen 1875, p. 12, Separatabz. aus Nov. Act. d. Leopold. Akad., Bd. 37.

5) Zur Embryologie d. Farne 1878, p. 7; Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 77, Abth. 1.

Einer kritischen Untersuchung ist noch nicht unterworfen, in wie weit excentrische Verdickungen von Stengeln, Wurzeln etc. durch Einwirkung von Schwerkraft an den nicht vertical gestellten Pflanzentheilen zu Stande kommt. Auf die Verbreitung dieser übrigens schon länger bekannten Gestaltung [1]) wurde von C. Schimper [2]) hingewiesen, der die oberseitig stärker verdickten Aeste epinastisch, die unterseitig verdickten hyponastisch und die nach beiden Seiten excentrisch verdickten diplonastisch nannte. Da diese Bezeichnungen für das relativ stärkere Längenwachsthum der Oberseite oder Unterseite üblich geworden sind, können diese Phänomene im Näheren als transversale Epinastie, Hyponastie und Diplonastie gekennzeichnet werden.

Epinastisch pflegen u. a. die schief gestellten Zweige von Tilia, Fagus, Ulmus, Viscum album, Mespilus germanica, hyponastisch die Zweige von Pinus sylvestris, Juniperus virginiana, Rhus cotinus, Buxus sempervirens zu sein [3]), als diplonastisch werden von Schimper Rosa canina und Corylus avellana angeführt; übrigens kann man mit Erweiterung des Begriffs auch die Flachstengel, gleichviel nach welcher Richtung ihre längste Achse gerichtet ist, hierher rechnen [4]). Wurzeln scheinen nicht selten in der Nähe ihres Ursprungsortes epinastisch, entfernter von diesem hyponastisch zu sein [5]).

Diese Gestaltungen sind nun theilweise sicher eine Folge einer inhärenten oder inducirten Dorsiventralität [6]), theilweise hängen sie wohl von äusseren Verhältnissen, jedoch sicher nicht immer oder nicht immer allein von der Schwerkraft ab. Diese mag allerdings in gegebenen Fällen durch eine der geotropischen analoge auslösende Wirkung einen bestimmenden Einfluss haben. Denn wie in den an ihrer Krümmung verhinderten Pflanzentheilen die nach Convexität strebende Seite in radialer Richtung ein verstärktes Wachsthum erfahren kann, mag solche Wirkung auch in Aesten mitspielen, an denen Belastung u. s. w. erzielt, dass sie weniger steil aufgerichtet sind, als der Geotropismus erstrebt. Indess muss erst durch exacte Untersuchungen entschieden werden, ob und wie, äussere Agentien als veranlassende Ursache vorausgesetzt, die Schwerkraft oder andere Factoren entscheidend influiren, denn auch andere Umstände, wie einseitig stärkere Benetzung durch Regen, einseitige Lichtwirkung, durch Blattstellung begünstigte Ernährungsverhältnisse u. a. können recht wohl einen analogen Erfolg erzielen.

Die Schwerkraft wird auch nicht unzweifelhaft als veranlassende Ursache gekennzeichnet durch die Beobachtungen Nördlinger's [7]), dass die zuvor concentrischen Jahresringe in den folgenden Jahren excentrisch wurden, als die früher senkrecht gewachsenen Stämme in schiefe Lage gebracht worden waren und hierdurch Eichenstämme Epinastie, Fichte, Lärche, Föhre Hyponastie ausbil-

---

1) Vgl. de Candolle, Pflanzenphysiologie 1833, Bd. 1, p. 71.

2) Vgl. II, p. 194, u. Kny, Bot. Ztg. 1877, p. 417.

3) Kny, l. c., p. 417; Hofmeister, Allgem. Morphologie 1868, p. 604.

4) Hofmeister, l. c., p. 612.

5) Mohl, Bot. Ztg. 1862, p. 274; Nördlinger, Der Holzring als Grundlage des Baumkörpers 1871, p. 24.

6) Vgl. in dieser Hinsicht Göbel, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 1, p. 353. Auf die Erfolge, welche durch einseitige Verdickung der Achsen bezüglich der Blattstellung erzielt werden, kann hier nicht eingegangen werden.

7) L. c., p. 21.

deten. Da das Resultat der endlichen Gestaltung keinen sicheren Rückschluss auf die veranlassenden Ursachen gestattet, so sind in dieser Hinsicht auch nicht die Beobachtungen Kny's[1]) zu verwerthen, nach denen in epinastischen Zweigen die obere Hälfte der Qualität des Frühlingsholzes sich näherte, in den hyponastischen Zweigen die Sache sich umgekehrt verhielt.

B. Psychrometrische Bewegungen.
(Hydrotropismus.)

§ 72. Ausser Schwerkraft, Contact, einseitiger Beleuchtung wirkt eine psychrometrische Differenz in der Art als Reiz auf die Wurzel, dass diese eine gegen die feuchtere Luft gerichtete Krümmungsbewegung ausführen, welche in überall gleichmässig dampfgesättigter Luft unterbleibt, weil der bezügliche Reiz nur ausgelöst wird, wenn die sensible Wurzelspitze auf zwei Seiten mit Luft ungleicher Dampfsättigung in Berührung ist. Deshalb krümmt sich eine Wurzel nicht bei vollkommener, wohl aber bei unvollkommener Dampfsättigung der Luft gegen einen feuchten Körper hin, da mit der Entfernung von diesem, der Vertheilung der fortwährend gebildeten Wasserdämpfe halber, die Dampfsättigung der Luft abnimmt.

Demgemäss verhalten sich Wurzeln, die aus dem Boden eines Siebes, eines Blumentopfes u. s. w. herauswachsen. In dampfgesättigter Luft pflegen Keimwurzeln in senkrechter Richtung weiter zu wachsen, gleichviel ob der Boden des Siebes in horizontale oder schiefe Lage gebracht wird; in letzterem Falle aber krümmen sich die Wurzeln auf dem kürzesten Wege dem Siebboden zu und wachsen diesem angeschmiegt weiter, wenn die Luft nicht dampfgesättigt ist. Unter diesen Umständen wachsen aber bei horizontaler Stellung des Siebbodens viele Wurzeln senkrecht abwärts, weil dieselben in dieser Lage nicht durch einen psychrometrischen Unterschied gereizt werden.

Die Empfindlichkeit gegen psychrometrische Differenzen ist, wie die geotropische Sensibilität, nach Darwin[2]) auf eine etwa 1½ bis 2 mm lange Zone der Wurzelspitze beschränkt. Es folgt dieses daraus, dass die Bewegung unterblieb, wenn die Wurzelspitze mit Höllenstein behandelt oder mit einer Mischung aus Olivenöl und Lampenruss überzogen worden war. Da in letzterem Falle zuweilen das Fett von einzelnen Stellen sich hinwegzieht, so ist begreiflich, dass an einzelnen Versuchsobjecten die psychrometrische Differenz als Reiz wirken konnte.

Dass Wurzeln sich gegen einen feuchten Schwamm oder feuchte Erde hinwenden, wurde von Lefebure[3]) beobachtet, ferner von Knight[4]), der einen Feuchtigkeitsunterschied

---

1) L. c., p. 434. — Nach Hofmeister (l. c., p. 601) soll das Holz der oberen Hälfte von Zweigen ein höheres spezifisches Gewicht besitzen. Bemerkt sei noch, dass nach Geleznoff (vgl. Kny, l. c., p. 420) in epinastischen Zweigen die obere Hälfte, in hyponastischen Zweigen die untere Hälfte reicher an Wasser ist. — Erwähnt soll auch nur werden, dass nach einer übrigens ohne sichere Argumente hingeworfenen Annahme Musset's (Compt. rend. 1867, Bd. 65, p. 424) die Drehung der Erde einen Einfluss auf die Gestaltung des Querschnitts der Baumstämme haben soll.

2) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 154.

3) Expérienc. s. l. germination 1801, p. 50.

4) Philosophical Transactions 1811, p. 212.

als Ursache ansprach. In der Folge haben Johnson[1]), Duchartre[2]) und Sachs[3]) diese Bewegung verfolgt, und von letzterem wurde streng erwiesen, dass in der That in der psychrometrischen Differenz der Luft die äussere Veranlassung liegt. Die Beschränkung der Reizbarkeit auf die Wurzelspitze wurde von Darwin festgestellt.

Zur Beobachtung kann man die Samen in Sägespänen cultiviren, die auf einem Siebe, etwa einem mit Stramin überzogenen Rahmen, ausgebreitet sind. Um ein Vertrocknen der in die Luft hervortretenden Wurzeln zu verhindern, dürfen die Culturen in nicht zu trockener Luft gehalten werden. Unter solchen Umständen überzeugt man sich, dass auch Seitenwurzeln gegen psychrometrische Differenz empfindlich sind[4]). Der von einem feuchten Körper ausgehende Reiz kann sich auf eine Entfernung bis zu 10 mm bemerklich machen. An Stengeln von Keimpflanzen konnte Sachs eine derartige Reizbarkeit nicht finden, die auch für andere Objecte noch nicht erwiesen ist, doch wäre möglich, dass die im folgenden Paragraph zu besprechende, vom Substrat ausgehende Richtkraft theilweise hierher gehört.

Das Zusammengreifen der verschiedenen Factoren in ihrer Bedeutung für die Bewegung der Wurzeln im Boden kann hier nur kurz angedeutet werden[5]). Wir halten uns zunächst an eine orthotrope Wurzel, die vermöge ihres positiven Geotropismus abwärts strebt, deren Wurzelspitze aber in Contact mit den Bodentheilchen derart gereizt wird, dass eine von der Berührungsstelle hinwegzielende Bewegung eintritt (vgl. II, § 53). Indem die Wurzel sich so von den Widerstand leistenden Bodenpartikeln wegwendet, findet die Spitze, gleichsam herumtastend, ihren Weg zwischen den Bodentheilen. Auf die noch wachsenden, etwas hinter der Spitze gelegenen Partien wirkt aber ein Contactreiz so, dass eine Krümmung nach dem berührenden Körper stattfindet, und gewöhnlich wird diese Krümmung die abwärts strebende Bewegung der Wurzel unterstützen, weil bei einer geotropisch sich krümmenden Wurzel der Regel nach die Unterseite in Contact mit Bodentheilchen gebracht wird. Die Ablenkung der Wurzel durch Feuchtigkeit wird ferner bestrebt sein, die Krümmung der Wurzel nach der feuchteren Erde hin zu richten. Eine gewisse Rolle kann auch der meist nur schwächere Heliotropismus spielen, doch kommt dieser augenscheinlich für das Eindringen der Wurzeln in den Boden nicht in hervorragender Weise in Betracht[6]).

Auf die Seitenwurzeln wirken dieselben Factoren wie auf die Hauptwurzeln ein, doch tritt an denselben die geotropische Wirkung mehr zurück, welche Seitenwurzeln höherer Ordnung ganz abgehen kann und die bestrebt ist, die geotropisch empfindlichen Seitenwurzeln in plagiotrope Stellung zu bringen (vgl. II, p. 299). Die Seitenwurzeln wachsen deshalb häufig im Boden in aufwärts strebender Richtung[7]) und erheben sich besonders dann in die Luft, wenn in dampfgesättigter Atmosphäre die nach dem feuchten Boden hinzielende Ablenkung durch psychrometrische Differenz hinwegfällt.

Damit die durch Geotropismus abwärts gerichtete Wurzelspitze in einen

---

1) Citirt bei Duchartre. 2) Bullet. d. l. soc. bot. d. France 28. Nov. 1856.

3) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 209.

4) Nach Sachs (l. c., p. 217) scheinen auch die nur wenig geotropischen Nebenwurzeln gegen hygrometrische Differenz in erheblichem Grade sensibel zu sein.

5) Näheres bei Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 60, 168, 473.

6) Darwin, l. c., p. 474; K. Richter, Unters. üb. d. Einfluss d. Beleuchtung auf das Eindringen d. Keimwurzeln, 1879, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 80, Abth. 1.

7) Vgl. Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 290 u. 303; Sachs, l. c., p. 221; Elfving, Beitrag zur Kenntniss d. Einwirkung d. Schwerkraft auf Pflanzen 1880, p. 30.

Widerstand leistenden Boden eindringt, muss dieselbe einen Stützpunkt finden, der entweder schon durch das Gewicht der Samen, resp. der diese bedeckenden Erde geboten ist oder erreicht wird, indem die Samen zunächst durch Wurzelhaare oder durch ausgetretene Schleimstoffe an den Boden fixirt werden. Die durch die Wurzelhaube geschützte Wurzelspitze wird dann durch die Streckung der hinter ihr liegenden wachsenden Zone mit ansehnlicher Kraft in den Boden gestossen, durch die Verdickung wirkt aber zugleich der Spitzentheil wie ein Keil, der nach dem Einsetzen in einen Spalt, etwa durch Quellung, dicker zu werden bestrebt ist. Dieser durch Wachsthum erzielte Seitendruck ist so ansehnlich, dass u. a. in Versuchen Darwin's ein Gewicht von 1500 g nöthig war, um eine durch eine Spiralfeder zusammengehaltene Holzklammer ebenso weit zu öffnen, wie es eine Bohnenwurzel gethan hatte, die in einen zwischen den Klammerarmen befindlichen 0,6 Zoll langen Canal geführt gewesen war. Wie ansehnlich die vorwärts stossende Kraft der Wurzel ist, ergibt sich daraus, dass ein Bohnensamen 1/4 Pfund in die Höhe zu heben vermochte, als die Wurzelspitze in ein weiteres Fortwachsen verhinderndes Loch geführt und seitliche Ausbiegung des freien Wurzeltheils möglichst vermieden war [1].

Bei der Entwicklung der Keimpflanzen handelt es sich sehr oft um ein Durchbrechen des Bodens seitens der über diesen hervortretenden Theile. Wie hierbei die vielfach verbreitete Einkrümmung von epicotylen Gliedern, Blattstielen u. s. w. für das Durchbrechen des Bodens von Bedeutung ist, müssen wir hier unterlassen auszumalen. (Näheres bei Darwin l. c., p. 72, 475.) — Ueber das spätere Einziehen von oberirdischen Theilen durch Verkürzung älterer Wurzeltheile vgl. II, § 7 u. 8.

Nach Obigem ist verständlich, warum im Boden unter Mitwirkung der Contactreize die Krümmungen der Wurzeln eine etwas andere Gestaltung annehmen als in feuchter Luft oder im Wasser [2]. Unter diesen Culturbedingungen krümmen sich, wohl wesentlich des Mangels der Contactreize halber, Wurzeln häufiger nicht bis zur Verticalstellung, die im Boden in diese Lage gerathen. Uebrigens wirkt auch der Boden vermöge mechanischen Widerstandes und verhindert so die nachträgliche partielle Ausgleichung geotropischer Krümmung, die bei Cultur in Wasser oder Luft nicht selten zu bemerken ist [3].

C. Eigenrichtung und Substratrichtung.

§ 73. Wie mit dem mütterlichen Organe seitliche Sprossungen einen, natürlich durch äussere Eingriffe veränderbaren Eigenwinkel (II, p. 299) bilden, übt auch das als Culturboden dienende Substrat einen richtenden Einfluss auf die aus ihm hervortretenden Pflanzentheile aus. Dieserhalb stellt sich die kaum geotropisch und heliotropisch empfindliche Mistel, sofern nicht andere Wirkungen eingreifen, mehr oder weniger senkrecht gegen die Aeste der Nährpflanze, und diese Substratrichtkraft reicht auch aus, um, trotz des Geotropismus, aus verticalen Culturflächen Pilobolus, Mucor mucedo und andere Schimmelpilze horizontal hervortreten zu machen [4]. Weiterhin aber erfolgt an den Sporangienträgern von Mucor eine geotropische Aufwärtskrümmung, die an manchen Hy-

---

1) Darwin, l. c., p. 61.

2) Vgl. Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 444; Hofmeister, Bot. Ztg. 1869, p. 92.

3) Sachs, l. c., p. 447 u. 456.

4) Dutrochet, Rech. anatom. et physiol. 1824, p. 100.

phen zeitig, an anderen Hyphen erst in einer von dem Substrat entfernten Zone eintritt und an andern wohl auch ganz unterbleibt. Letzteres ist auch an den auf der Unterseite eines Würfels aus Brod oder einem andern Substrat hervorbrechenden Sporangienträgern von Mucor häufiger zu beobachten.

Ungetrübt tritt diese vom Substrat abhängige Richtung bei Ausschluss anderer eingreifender Factoren hervor, und Sachs fand [1]), dass bei Eliminirung des Geotropismus und Heliotropismus die Sporangienträger von Mucor mucedo und Phycomyces nitens sich durchgehends annähernd senkrecht gegen die Flächen des als Culturboden dienenden Würfels stellten und demgemäss die an den Kanten entspringenden Objecte in Richtung der Halbirungslinie des Kantenwinkels wuchsen. Bei solchen am Klinostaten ausgeführten Versuchen mit Keimpflänzchen von Lepidium sativum und Linum usitatissimum waren diese zunächst unbestimmt gerichtet, während sie lebhaft nutirten, nahmen aber weiterhin durch entsprechende Krümmung des hypocotylen Gliedes eine gegen das Substrat (einen Torfwürfel) annähernd senkrechte Stellung ein. Die Wurzeln wuchsen dem Torfwürfel angeschmiegt weiter oder drangen in diesen ein. Bei Culturen von Mucor und Phycomyces hielten sich bei Ausschluss von Geotropismus die Rhizoiden im Substrate, während bei normaler Aufstellung die etwas positiv geotropischen Rhizoiden aus der unteren Substratfläche heraus in den feuchten Raum wuchsen [2]).

Nach den erwähnten und den gleichartigen Beobachtungen an Hutpilzen [3]) dürfte wohl allgemeiner, jedoch voraussichtlich in spezifisch ungleichem Grade, der feuchte Culturboden einen richtenden Einfluss auf die aus ihm entspringenden, resp. in ihm verbleibenden Pflanzentheile ausüben, der natürlich nicht immer ausreicht, um bei gleichzeitiger Einwirkung anderer Richtungsbewegungen deutlich hervorzutreten. So erscheint auch Mucor mucedo sogleich unter einem schiefen Winkel gegen das Substrat, wenn verstärkter Geotropismus durch gesteigerte Centrifugalkraft erzielt wird (II, p. 334). Nach den oben erwähnten Beobachtungen an Mucor, die in gleicher Weise an Hutpilzen gemacht wurden, scheint die Richtkraft des Substrates mit der Entfernung von diesem abzunehmen.

Soweit es sich einfach um die Richtung als Thatsache handelt, dürfen wir mit Dutrochet die vom Substrat abhängige Stellung und den Eigenwinkel mit einander vergleichen, wenn auch in causaler Hinsicht Unterschiede bestehen. Auch der Eigenwinkel tritt natürlich nur dann ungetrübt hervor, wenn andere richtende Eingriffe, wie Geotropismus, Heliotropismus u. s. w. ausgeschlossen sind, und tritt als Richtkraft in den Vordergrund, sobald andere Richtungsbewegungen keine oder eine nur untergeordnete Rolle spielen. Das ist u. a. bei den meisten Pflanzenhaaren, den Blättern von Viscum, den Nebenwurzeln zweiter Ordnung der Fall. Uebrigens ist selbstverständlich, dass jede Seitensprossung irgend einen Winkel mit dem Mutterspross bilden muss, und auch in

---

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 218. — Mittlerweile hat Wortmann (Bot. Ztg. 1881, p. 368) die Ablenkung der Sporangienträger durch psychrometrische Differenz nachgewiesen.

2) Sachs, l. c., p. 222.

3) Sachs, l. c., p. 225; Duchartre, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 777.

den geradlinig fortwachsenden Pflanzenorganen üben die Theile eine richtende Kraft aufeinander aus, vermöge welcher eben, bei Ausschluss anderer Bewegungsursachen, Stengel und Wurzel am Klinostaten geradlinig fortwachsen (vgl. II, § 63).

Während die vom Substrat abhängige Richtkraft die Pflanzentheile allgemein rechtwinklig gegen die bezüglichen Tangenten zu stellen scheint, kann der Eigenwinkel auch ein spitzer sein, wie schon früher (II, § 62) hinsichtlich der Seitenwurzeln mitgetheilt wurde. Der bei Eingriff anderer Factoren erzielte Grenzwinkel dieser und anderer Organe ist aber nicht schlechthin als Resultante von Eigenwinkel und Richtungsbewegungen aufzufassen, sondern hängt von Eigenschaften ab, welche den fraglichen Pflanzentheil auch nach Abtrennung von dem mütterlichen Organismus die bezügliche Stellung annehmen lassen würden. Hierbei ist freilich vorausgesetzt, dass mit der Isolirung aus der Wechselwirkung der Theile eine veränderte Reactionsfähigkeit nicht entspringt, wie es der Fall ist, wenn nach dem Decapitiren des Hauptstamms dieser durch einen Seitenspross ersetzt wird, indem dessen geotropische Krümmungskraft sich steigert[1]. Dass in der That nicht eine aus dem angestrebten Eigenwinkel entstammende Componente, sondern die specifische Reactionsfähigkeit für den Grenzwinkel entscheidend sein kann, lehren die radiär gebauten Seitenwurzeln, welche nach der Umkehrung der Hauptwurzel sich zu demselben geotropischen Grenzwinkel krümmen (II, p. 299), was dann nicht der Fall sein könnte, wenn die aus einem spitzen Eigenwinkel entstammende Componente ein für die Richtung maassgebender Factor wäre. Freilich kann auch der Eigenwinkel, resp. die vom Substrat abhängige Richtkraft, eine für den Grenzwinkel eines Pflanzentheils mitwirkende Componente liefern, die indess vielleicht nur auf kurze Distanz wirkt, wenn wir zum Maassstab die vorhin mitgetheilten Erfahrungen an Mucor nehmen dürfen, welcher erst in einiger Entfernung vom Substrate sich geotropisch aufzurichten beginnt.

Eigenwinkel und vom Substrat abhängige Richtkraft wurden von Dutrochet[2] erkannt, späterhin aber kaum als für die Stellung maassgebende Factoren beachtet, bis Sachs[3] beide studirte. Dutrochet's Zusammenfassung der vom Eigenwinkel und vom Substrat abhängigen Richtkraft ist um so mehr gerechtfertigt, als bei Mistel und parasitischen Pilzen lebendige Substrate in Betracht kommen, und das Verdienst dieses Forschers wird nicht dadurch geschmälert, dass er irrigerweise annahm, der Eigenwinkel sei immer ein Rechter, und dass die von ihm versuchte, auf Massenattraction basirte Erklärung der Richtkraft nicht zutrifft, denn eine causale Aufhellung der vom Substrat abhängigen richtenden Wirkung ist auch heute noch nicht gegeben. Von Massenattraction, welche auch van Tieghem[4] als Ursache der vom Substrat abhängigen Richtung von Pilzen ansieht, kann diese Richtkraft nicht abhängen, da dann die Anziehung einer nur kleinen Masse eine höhere Wirkung als die von der ganzen Erdmasse ausgehende geotropische Wirkung haben müsste[5], und da sich die

1) Vgl. II, p. 336. — Veränderte Reactionsfähigkeit, vielleicht aber auch theilweise der angestrebte Eigenwinkel, mögen wohl die Ursache sein, dass Seitenwurzeln sich in einiger Entfernung von der Hauptwurzel steiler abwärts wenden. Analoges Verhalten wird auch an Aesten nicht selten gefunden (vgl. Dutrochet, l. c., p. 102), an denen übrigens die Verminderung des statischen Moments gegen die Astspitze hin ein mitwirkender Factor ist.

2) Recherch. anatom. et physiolog. 1824, p. 101.

3) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 598, u. 1879, Bd. 2, p. 217.

4) Bullet. d. l. soc. bot. d. France 1876, Bd. 23, p. 56. Van Tieghem nennt diese Substratrichtung Somatotropismus.

5) Sachs, l. c., 1879, Bd. 2, p. 224.

nicht merklich geotropische Mistel gleichfalls rechtwinklig gegen ihr Substrat stellt[1]. Die Richtkraft des Substrates dürfte wohl durch verschiedene Ursachen bestimmt werden, unter denen in gegebenen Fällen auch die von psychrometrischer Differenz abhängige Reizbewegung ein Factor sein wird. Ferner könnte u. a. ein richtender Einfluss auf die im Substrat befindlichen Theile zugleich die Richtung der über jenes hervortretenden Organe bestimmen, indem beide mit einander einen bestimmten Eigenwinkel bilden. Für Keimpflanzen kann dieser Umstand nicht maassgebend sein, da nach Sachs, wie vorhin erwähnt, die Stengelchen sich endlich rechtwinklig gegen das Substrat stellen, gleichviel in welchem Winkel sie dabei gegen die auf dem Substrat hinkriechenden oder in dasselbe eindringenden Wurzeln geneigt sind.

D. Resultirende Bewegungen.

§ 74. Dass die Gleichgewichtslage und somit auch die Richtungsbewegungen im Allgemeinen sich als Resultante aus verschiedenen Factoren ergeben, ist in II, § 61 hervorgehoben, in welchem auch die am häufigsten in hervorragender Weise eingreifenden Factoren namhaft gemacht sind. Ebenso ist an dieser Stelle und in den folgenden Paragraphen das Allgemeine über das Zusammenwirken der maassgebenden Umstände mitgetheilt, und es kann hier nicht die Aufgabe sein, alle die besonderen Combinationen zu beleuchten, die in concreten Fällen vorliegen. Uebrigens sind in dieser Hinsicht auch schon Beispiele behandelt und in Folgendem sollen noch einige andere der thatsächlich vorkommenden Verhältnisse beleuchtet werden. Diese sind freilich noch nicht sämmtlich in zufriedenstellender Weise in die maassgebenden Factoren zergliedert und insbesondere bleibt es, wie schon in § 61 und 62 gezeigt ist, für plagiotrope Pflanzentheile vielfach unbestimmt, ob diesen ein Transversalheliotropismus oder Transversalgeotropismus zukommt, oder ob sie vermöge ihrer heliotropischen oder geotropischen Eigenschaften nach vollkommener Orthotropie streben, jedoch diese, der Mitwirkung anderer Factoren halber, nicht erreichen. Die mit dem dorsiventralen Bau verknüpften Besonderheiten fanden gleichfalls schon im Eingang dieses Kapitels eine allgemeine Behandlung.

Unter den gewöhnlich in der Natur gebotenen Verhältnissen pflegt das Bewegungsvermögen auszureichen, um die Pflanzentheile in eine ihren Functionen entsprechende günstige Lage zu bringen, die auch oft nach sehr weitgehender Ablenkung erreicht wird. Zur Herstellung einer zweckentsprechenden Lage eines Organes, z. B. eines Blattes, wirken nicht selten einige Pflanzentheile zusammen und öfters spielen Torsionen eine Rolle, die entweder durch autonome oder durch äussere Ursachen veranlasst werden. In letzterem Falle wirken äussere Ursachen, entweder indem sie durch Wachsthumsvorgänge einen zur Erzielung von Drehungen nöthigen Antagonismus der Gewebe verursachen, oder die nächste Veranlassung zu Torsionen ist in dem von Gewicht und relativer Stellung der Pflanzentheile abhängigen statischen Moment bedingt, das, wie die Richtung der Pflanzentheile, natürlich von autonomen oder inducirten Bewegungen abhängig sein kann.

Die verticale Richtung der Hauptachsen wird bekanntlich in erster Linie

---

1) Die Wendung des hypocotylen Gliedes der Mistel gegen das Substrat, welche Dutrochet 1824 auf Massenattraction schob, hat dieser Forscher späterhin (Mémoires, Brüssel 1837, p. 317) aus dem negativen Heliotropismus erklärt.

durch Geotropismus bedingt, der also jedenfalls nicht ausreicht, um an den plagiotropen Seitenachsen eine lothrechte Stellung zu erzielen. Die radiär gebauten Seitenwurzeln, deren Richtungsbewegungen in II, § 62 und 73 näher beleuchtet wurden, nehmen schon ohne Mitwirkung äusserer oder von Dorsiventralität abhängiger Factoren, vermöge ihrer geotropischen Reactionsfähigkeit, eine gegen die Verticale geneigte Lage ein. Gleiches mag wohl auch theilweise für oberirdische Seitenäste zutreffen, deren endliche Stellung wesentlich mitbedingt wird durch die mit der häufigen Dorsiventralität zusammenhängenden Eigenschaften, die der Aufwärtsbewegung entgegenwirkende Belastung und mehr oder weniger durch heliotropische oder wohl auch photonastische Wirkungen.

Aufrecht abstehende Zweige besitzen zwar vielfach positiv heliotropische Eigenschaften [1]), doch scheint zumeist die geotropische Empfindlichkeit für ihre Normalstellung entscheidend zu sein, da in diese die aufwärts oder abwärts gebogenen Zweige verschiedener Laubhölzer und Nadelhölzer auch im Dunkeln zurückkehrten [2]). Die Wirkung der Belastung gibt sich darin kund, dass Aeste, insbesondere nicht allzu tragfähige, sich sogleich mit dem Entlauben, und zwar zuweilen in erheblichem Grade, steiler aufrichten und die fortwachsenden Theile nunmehr zumeist eine der Verticalen mehr genäherte Stellung einhalten, weil ein geringeres statisches Moment der bezüglichen Krümmungsbewegung entgegenwirkt [3]).

Mit Eliminirung der Wirkung des Geotropismus und der Belastung führen die nun in ihre Eigenrichtung (Eigenwinkel) sich begebenden Zweige eine Bewegung aus, die mit Bezug auf die relative Verlängerung der antagonistischen Flanken epinastisch oder hyponastisch ausfallen kann. Ersteres wird der Fall sein, wenn in Folge des überwiegenden negativen Geotropismus, welcher Seitenästen der Regel nach zukommt, der (aufwärts geöffnete) Grenzwinkel dieser Achsen kleiner als der Eigenwinkel war, während im anderen Falle, wenn also der negative Geotropismus durch die Leistung der Belastung übertroffen wurde, Hyponastie zur Geltung kommen muss. In diesem Sinne sind plagiotrope Aeste sowohl hyponastisch als epinastisch nach den Experimenten von de Vries [4]), in welchen einmal Aeste in horizontaler Lage der Längsachse und der Medianebene beobachtet und ferner vergleichend die Krümmungsbewegungen studirt wurden, die an horizontal gelegten Objecten (die Medianebene vertical) eintraten, wenn die Oberseite oder die Unterseite zenithwärts gewandt war. Während so in epinastischen Zweigen bei normaler Lage negativer Geotropismus und Epinastie sich entgegenarbeiten, unterstützen sich beide bei inverser Lage, und aus dem Vergleich der in beiden Fällen erzielten Bewegungen lässt sich erschliessen, ob ein Object epinastische oder hyponastische Eigenschaften besitzt. Dabei bleibt zunächst noch unbestimmt, ob in der von äusseren Verhältnissen unabhängigen Gleichgewichtslage der Zweig gerade ist oder durch Epinastie, resp.

---

1) De Vries, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 271.

2) Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 22 u. 27.

3) De Vries, l. c., p. 233 u. 272.

4) L. c., p. 268. Epinastisch sind die Aeste von Tilia parvifolia, Pyrus malus, Philadelphus Gordonianus; hyponastisch: Corylus avellana, Picea nigra, Prunus avium, Ulmus campestris u. a.

Hyponastie eine Krümmung annimmt. Auch ist noch nicht näher untersucht, ob etwa die geotropische Empfindlichkeit der Seitenäste höherer Ordnung in ähnlicher Weise wie in den Wurzeln (II, p. 299) abnimmt.

Die Stellungsänderung, welche Aeste im Laufe ihrer Entwicklung erfahren, fällt theilweise wohl auf Modification der relativen Wachsthumsfähigkeit, die an jugendlichen orthotropen Sprossen oft derart ist, dass Nutationskrümmungen zu Stande kommen. Das ist vielfach an den aus dem Boden hervorbrechenden Stengeltheilen der Keimpflanzen der Fall[1]), und auch ausserdem sind viele Sprossspitzen, wie die von Corylus, Ampelopsis, Vitis u. a., überhängend. Nach Wiesner[2]) sollen diese Krümmungen freilich Folge des positiven Heliotropismus und des mit der Beugung erzielten statischen Krümmungsmomentes sein. So wenig zu zweifeln, dass diese Factoren eine Rolle, in concreten Fällen vielleicht die entscheidende Rolle mitspielen, so wird doch wohl, wie in Keimpflanzen, autonome Epinastie in anderen Fällen mitwirken oder wesentlich bestimmend sein.

Gewiss wird unter Umständen auch das Gewicht von Sprossspitzen für die Herabkrümmung entscheidend werden, und es ist nicht zu zweifeln, dass bei schweren Früchten und Blüthenständen[3]) dieser Umstand wesentlich mitspielt, wie solches auch von de Vries[4]) für die Blüthenstiele von Clematis, Papaver erwiesen wurde. Die Ursache für diese Nutation der Blüthenstiele ist nicht immer dieselbe und so wird es auch mit den hängenden Aesten der Trauerbäume sein. In der That scheinen nach den Beobachtungen Vöchtings[5]) die Aeste gewisser Trauerbäume nur wenig geotropisch zu sein, und eben dieserhalb, etwa ähnlich wie die Mistel, in ihrer Ursprungsrichtung weiter zu wachsen[6]), während in anderen den negativ geotropischen Bestrebungen durch das Gewicht der Aeste das Gleichgewicht gehalten werden dürfte. Uebrigens ist die nur sehr geringe negativ geotropische Eigenschaft an der Hängesche schon daraus zu entnehmen, dass die fortwachsenden Zweigspitzen, an denen das wirksame statische Moment nur gering ist, kein besonderes Bestreben zur Aufwärtskrümmung zeigen, wie es u. a. an dem herabhängenden Stengel des Hopfens und der Bohne der Fall ist.

Ausläufer und andere schief aufsteigende Pflanzenstengel scheinen durchgehends mehr oder weniger negativ geotropisch zu sein[7]) und insbesondere

---

1) Sachs (Lehrbuch, III. Aufl., p. 759) fand, dass diese Nutationskrümmungen auch bei Elimination von Geotropismus und Heliotropismus zu Stande kommen. Vgl. ferner Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 403, wo auch die Nutationskrümmung der Keimwurzel beschrieben ist. Weiteres über die Nutationskrümmung an Keimpflanzen und ihre Bedeutung bei Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 72, 229, 475. Nach G. Haberlandt (Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 772) hängt die Nutation der Keimpflanzen von Helianthus vom Gewicht der Samenlappen ab.

2) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 28. Hier ist auch anderweitige Literatur citirt.

3) Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 63.

4) L. c., p. 229. 5) Bot. Ztg. 1880, p. 595.

6) Hierauf weist schon Frank (l. c., p. 64) hin. Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 107) spricht das Herabhängen nur als Erfolg des durch das Gewicht bedingten Zuges an. Vgl. auch Wiesner, l. c., p. 29.

7) Nach Beobachtungen von Frank, Die natürl. wagerechte Richtung 1870, p. 18, und de Vries, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 234.

durch Lichtwirkung oder ihr Gewicht in schiefer Lage gehalten zu werden, in der auch die Ausläufer von Fragaria elatior, Potentilla reptans, Convolvulus arvensis, Lysimachia nummularia u. a. trotz der von de Vries festgestellten Hyponastie verharren. Der erhebliche Einfluss des Lichtes auf die Richtung solcher plagiotropen Stengel ergibt sich aus Frank's Beobachtungen, dass die sonst schief oder horizontal gerichteten Stengel von Polygonum aviculare, Atriplex latifolia sich im Dunkeln vertical stellen [1]) und auch schon an schattigen Standorten derartige Stengel eine mehr aufgerichtete Stellung als an sonnigen Standorten einnehmen [2]). Andrerseits dürfte nach de Vries [3]) das Gewicht ein für die Wachsthumsrichtung des Ausläufers von Fragaria wesentlich entscheidender Factor sein.

Durch Lichtwirkung, aber erst in intensiver Beleuchtung, kommt, wie früher mitgetheilt (II, p. 302), ein Wegwenden mancher Stengeltheile vom Lichte zu Wege, das indess vielleicht durch Zusammenwirken von negativem Heliotropismus und Photonastie erreicht wird. In dieser Hinsicht ist gleichfalls schon (II, p. 302) die derzeitige Sachlage gekennzeichnet und darauf hingewiesen, dass es sich um ähnliche Verhältnisse handeln mag, wie bei den plagiotropen Epheusprossen, denen Dorsiventralität, freilich nur vergängliche, durch Licht inducirt wird. Diesen Sprossen schliessen sich die Richtungsverhältnisse der gleichfalls labil dorsiventralen Farnprothallien, der stabil dorsiventralen Thallome von Marchantia u. s. w. an. Auch die Ausläufer der plagiotropen oberirdischen Sprosse von Convallaria multiflora u. s. w. mögen wohl labil dorsiventral sein, und für diese, wie für die anderen genannten Pflanzen, dürften dieselben Factoren, natürlich in quantitativ ungleichem Verhältniss, als Richtungsursachen in Betracht kommen. Was gerade Photonastie und Heliotropismus leisten, ist noch nicht genügend zu trennen, wenn wir aber die einseitige Lichtwirkung in ihrem Gesammterfolg ins Auge fassen, so würde gewiss bei Ausschluss des Geotropismus und überhaupt anderer, auf die Stellung influirender äusserer Factoren eine gegenüber der Lichtrichtung plagiotrope und bei einer bestimmten Lichtintensität gegen die Lichtstrahlen senkrechte Stellung der oben genannten Pflanzen zu erhalten sein. Mit Rücksicht auf die Stellung dürfen wir demgemäss von einem Transversalheliotropismus sprechen, in dem nicht nothwendig jedesmal eine photonastische Wirkung bemerkenswerth betheiligt sein muss, denn auch in Transversalgeotropismus gewisser Rhizome spielt Dorsiventralität keine Rolle mit (vgl. II, p. 298, 336).

Unter normalen Vegetationsbedingungen sind die ausläuferartigen Sprosse, die Stengel von Epheu, Farnprothallien, Thalluslappen von Marchantia mit der Oberseite gegen das Licht gewandt, also so gestellt, dass die auf ihnen errichtete Normale mit der Lichtrichtung zusammenfällt oder einen grösseren oder kleineren Winkel damit bildet. Diese Stellung aber ist mit der Lichtintensität selbst veränderlich und Sprosse von Epheu, Polygonum aviculare u. s. w., die bei intensiver Beleuchtung einem horizontalen Substrate angepresst sind, stehen an schattigen Standorten in mehr oder weniger schief aufsteigender Lage. Ebenso gibt es specifische Unterschiede und in einer Beleuchtung, in welcher die Thalluslappen vom Marchantia schon ziemlich steil aufgerichtet waren, befanden sich plagiotrope Epheusprosse noch in horizontaler Stellung [4]).

---

1) Frank, l. c. 2) Frank, Bot. Ztg. 1873, p. 36. 3) L. c., p. 234.
4) Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 242.

Nimmt man als Thatsache hin, dass bei ungehinderter Bewegung die genannten plagiotropen Pflanzentheile eine gegen die Lichtstrahlen geneigte Lage annehmen, so sind die Verhältnisse nicht schwer zu verstehen, die dann uns entgegentreten, wenn die Bewegungen durch Anpressen an Widerlagen gehemmt werden. Ein Epheuspross presst sich u. a. naturgemäss gegen eine Mauer, an die er weiterhin mit Haftwurzeln befestigt wird. Erreichen dann die fortwachsenden Sprossspitzen die Kante der Mauer, so krümmen sie sich, um auf der horizontalen Fläche weiter zu wachsen und in horizontaler Richtung (d. h. dem Grenzwinkel entsprechend) über die Mauer hinaus sich in die freie Luft zu verlängern, bis das eigene Gewicht die Sprosse abwärts zieht [1]. Analog verhält sich ein Thalluslappen von Marchantia, der, etwa auf einer dem Licht zugewandten Verticalfläche eines Torfwürfels cultivirt, diesem angeschmiegt bleibt, bis der vertical aufwärts wachsende Scheitel über die obere Kante hinausgelangt und nun, frei in die Luft wachsend, eine gegen die Lichtstrahlen annähernd senkrechte Stellung annimmt. Eine solche erreicht auch ein an derselben Verticalfläche des Torfwürfels mit dem Scheitel abwärts wachsender Thalluslappen, der demgemäss mit dem über die obere Kante hinausgewachsenen Theil gleichgerichtet und also der verticalen Torffläche nicht angepresst ist. Solche entgegengesetzt wachsende Thalluslappen liefert eine Brutknospe, deren beide opponirten Vegetationspunkte sich entwickeln, und wenn man beachtet, dass beide Lappen bei ungehinderter Bewegung unter demselben Winkel gegen die Lichtrichtung, also in eine Ebene sich stellen würden, ergibt sich als nothwendig das obige Resultat für eine Pflanze, die, mit den Scheitelpunkten aufwärts und abwärts gewandt, auf der beleuchteten Verticalfläche eines Torfwürfels cultivirt wird [2].

Auffallende und nicht selten mit Torsionen verknüpfte Bewegungen führen die aus ihrer Normalstellung gebrachten Blätter aus, durch welche diese, sofern die Bewegungsfähigkeit ausreicht, im Allgemeinen wieder in die einzige, für dorsiventrale Organe mögliche Gleichgewichtslage zurückgeführt werden. In dieser pflegt die Blattoberseite dem Licht zugewandt zu sein, und zwar geht nach Wiesner [3] das Streben dahin, die Blattfläche senkrecht auf das stärkste zerstreute Licht zu stellen. Uebrigens gibt es in dieser Hinsicht Ausnahmen, wie u. a. evident die ihre Oberfläche in eine verticale Ebene stellenden Blätter mancher Pflanzen und die nach allen Raumrichtungen orientirten Blätter der Mistel lehren. Die zur Wiedererlangung der Gleichgewichtslage ausgeführten mannigfachen Bewegungsvorgänge können hier unmöglich näher beleuchtet werden, vielmehr müssen wir uns darauf beschränken, die in den meisten Fällen maassgebenden Verhältnisse in den Hauptzügen zu characterisiren. Mittheilungen über die Gestaltung der Bewegungen unter verschiedenen äusseren Bedingungen sind insbesondere in den Schriften Bonnet's [4], Frank's [5], de Vries' [6], Wiesner's [7] zu finden.

---

1) Sachs, l. c., p. 260. — Thatsächliche Angaben über andere Pflanzen finden sich in Frank's citirten Schriften. 2) Weiteres bei Sachs, l. c., p. 231.

3) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 41.

4) Unters. über d. Nutzen d. Blätter 1762, p. 45.

5) Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, 1870.

6) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 223.

7) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 39.

Die Bewegungen der Blätter werden mit oder ohne Mitwirkung von Stengeltheilen, sei es in der Lammia, im Blattstiel oder in beiden gleichzeitig ausgeführt. Mit dem Wachsen erlischt die Bewegungsfähigkeit, die in den Gelenken von Phaseolus u. s. w. sich noch fernerhin erhält. Manche Blätter, wie die von Dracophyllum, Arten von Erica, sind selbst kaum zu Bewegungen befähigt, und in ihrer Stellung gegen das Licht wesentlich von Krümmungen der Stengeltheile abhängig [1]. Einleuchtend ist auch, dass positiv heliotropische Krümmungen der Stengel bei der Ueberführung der Blätter in eine günstige Lichtlage mitwirken, und von den diesem Zwecke dienstbaren Torsionen in Internodien wird weiterhin noch geredet werden. Plagiotrope und dorsiventrale Zweige verhalten sich übrigens hinsichtlich ihrer Bewegungen ähnlich wie Blätter oder Thallome, und ohne besondere Lageänderungen der einzelnen Blätter führen u. a. die Stengel von Selaginella oder Jungermannia Bewegungen aus, durch welche sie selbst und zugleich die Blätter in die Gleichgewichtslage zurückgebracht werden. Bei entsprechender Ablenkung aus dieser kommen nicht selten Torsionen der Blätter, Thallome oder bilateralen Zweige zu Wege, die also durch äussere Ursachen veranlasst werden. Vielleicht kommen aber die Torsionen der Blätter von Allium ursinum [2] und Alströmeria [3], deren morphologische Unterseite in ihrer Ausbildung der Oberseite anderer Blätter entspricht, ohne äussere Veranlassung zur Wege.

Für die Stellung des einzelnen Blattes sind also dieselben Factoren bestimmend, wie für die dorsiventralen Thallome und Zweige. Der von den Blättern angestrebte Eigenwinkel ist mit der photonastischen Wirkung in geringerem oder auch sehr ansehnlichem Grade, wie es scheint durchgehends in der Art veränderlich, dass die Blätter im Dunkeln steiler aufgerichtet sind (vgl. II, p. 265). Auch werden die Blätter aus der Knospenlage in ihre endliche Stellung durch Epinastie geführt, welcher indess der durchgehends negative Geotropismus entgegenwirkt, während der vom Gewicht herrührende Zug eine mit der epinastischen gleichsinnige Bewegung erstrebt. Da die photonastischen und heliotropischen Wirkungen noch nicht genügend auseinandergehalten sind, so ist, wie früher bemerkt (II, p. 291, 304), zweifelhaft, ob negativer Heliotropismus beim Wegwenden der Blätter vom Licht betheiligt ist. Bei einseitiger Beleuchtung der Unterseite führen übrigens alle Blätter positiv heliotropische Bewegungen aus [4].

Aus den genannten Verhältnissen erklärt sich auch, dass an den im Dunkeln oder bei schwacher Beleuchtung erzogenen Pflanzen die Blätter öfters steiler aufgerichtet stehen [5]. Im Licht geht übrigens bei manchen Pflanzen die Abwärtsbewegung der Wurzelblätter so weit, dass dieselben dem Boden fest an-

---

1) Frank, l. c., p. 49.

2) Frank, l. c., p. 46, fand, dass diese Blätter auch im Dunkeln tordiren.

3) Treviranus, Physiologie 1835, Bd. 1, p. 537; de Vries, l. c., p. 242.

4) Näheres de Vries, l. c., p. 249, u. Flora 1873, p. 313; Wiesner, l. c., p. 58. — In den Blättern sind nach den Beobachtungen von de Vries Blattrippen und Mesophyll nicht in gleichem Maasse activ, vielmehr scheinen die Blattrippen in höherem Grade epinastisch und negativ geotropisch zu sein. Es ist dieses aus den Spannungen und den Experimenten mit den isolirten Theilen gefolgert, doch ist nicht bestimmt, ob nicht auch das Isoliren einen Einfluss auf die Reactionsfähigkeit ausübt.

5) Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 46.

gepresst werden und, weil sie in ihrer Bewegung gehemmt waren, sich an den ausgegrabenen Pflanzen sogleich noch weiter zurückkrümmen[1].

Der ungleichen Qualität von Ober- und Unterseite halber finden sich dorsiventrale Organe durchaus nur in einer Lage im Gleichgewicht, und Bewegungen werden demgemäss auch dann verursacht, wenn ein Blatt oder der Thallus von Marchantia um seine Längsachse gedreht wird, während der Winkel zwischen dieser und der Verticalen unverändert bleibt. Unter Erwägung dieses Umstandes und der erwähnten maassgebenden Factoren sind in der That die Bewegungen verständlich, welche nach modificirter Beeinflussung durch äussere Agentien eintreten, wenn auch nicht gerade immer die maassgebenden Factoren im Einzelnen genau ermittelt sind. Ohne näher auf concrete Fälle einzugehen, müssen wir uns begnügen, auf einige unter bestimmten Bedingungen eintretende Bewegungen hinzuweisen, wobei wir uns an Blätter halten, die sich an einem unbeweglich gehaltenen Stengel befinden.

Wird eine im Dunkeln gehaltene Pflanze, z. B. Helianthus, Chenopodium, auf den Kopf gestellt, so senken sich wohl die Blätter zunächst ein wenig, dann aber erfolgt unter Zusammenwirken von Epinastie und negativem Geotropismus eine aufsteigende Bewegung, die, falls Torsionen unterbleiben, die Blattspitze so lange in verticaler Ebene fortbewegt, bis die Blattfläche, soweit sie nicht selbst der gekrümmt bleibenden Zone angehört, in die frühere Lage annähernd zurückgekehrt ist[2]. — Lässt man eine stärkere Beleuchtuug auf die Unterseite der in normaler Vertikalstellung verbleibenden Pflanzen wirken, so bewegen sich die Blätter in Folge heliotropischer Wirkung, also unter Ueberwindung des negativen Geotropismus, abwärts und gelangen auf diese Weise gleichfalls in eine für sie günstige Lichtlage.

Schon nach der Umkehrung erfolgen öfters, an manchen Pflanzen sehr leicht, Torsionen der Blätter, die sehr gewöhnlich auch an der horizontal gestellten und im Dunkeln gehaltenen Pflanze eintreten. Ein Blatt, dessen Medianebene horizontal gestellt wurde, wird jetzt senkrecht zu dieser Ebene eine Erhebung in Folge des negativen Geotropismus anstreben, während zugleich die Aufhebung der bisherigen geotropischen Wirkung eine epinastische Bewegung veranlasst. Als Resultante dieser Factoren schlägt das Blatt eine schief aufsteigende, nach rückwärts gerichtete Bewegung ein, beschreibt übrigens, verschiedener Umstände halber, eine complicirte Raumcurve. Mit dieser Bewegung vergrössert sich der Winkel zwischen den bezüglichen Tangenten der Lamina und des Blattstiels (resp. des basalen Theils der Lamina), und hiermit steigt das Torsionsmoment, welches die Blattspitze durch eine Drehung im Blattstiel abwärts zu bewegen strebt. Damit nähert sich die Medianebene der Verticalen, und negativer Geotropismus führt nun die Blattlamina wieder in ihre Normalstellung zurück.

In der That ist in manchen Fällen jenes Torsionsmoment für die fragliche, die Blätter in ihre Normalstellung zurückführende Bewegung entscheidend.

---

1) Z. B. bei Pinguicula nach Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 343.

2) Dass Centrifugalkraft hierbei wie Schwerkraft wirkt, constatirte Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 313.

Denn als de Vries[1]) Blättern von Rubus idaeus, Staphylea pinnata, Helianthus tuberosus die Lamina nahm, krümmten sich die mit der Medianebene horizontal gestellten Blattstiele ohne Torsion rückwärts, eine Drehung und Senkung trat aber ein, als durch Einstechen einer mit Siegellack beschwerten Stecknadel in den Blattstiel von Helianthus tuberosus ein Torsionsmoment erzielt wurde, das in demselben Sinne wie die rückwärts gekrümmte Blattlamina wirkte. Analoges ist auch an Bohnenblättern zu beobachten, in deren Gelenken nach Entfernung der Lamina die Torsion unterbleibt, während dieselbe Bewegung, wie am unverletzten Blatt, erzielt wird, wenn an Stelle des weggeschnittenen Blattes ein etwa gleich schweres Papierblatt auf den stehen gebliebenen Stumpf der Lamina geklebt wird[2]). Mit Entfernung dieses Papierblattes wird die Torsion wieder ausgeglichen, weil die Bewegungen in den Gelenken ohne Wachsthum vermittelt werden. Analoge Verhältnisse treten auch ein, wenn einseitiges, senkrecht gegen die Medianebene gerichtetes Licht das Blatt trifft. Denn indem sich dieses in der Horizontalebene positiv heliotropisch krümmt, wird ein Torsionsmoment erzielt, das mit Senkung der Blattspitze die Blattoberfläche wieder dem Lichte zuwendet.

Da solche Torsionen bei Plantago major, Chenopodium album[3]) u. a. Pflanzen auch an den unter Wasser befindlichen Pflanzen, trotz des geringeren spezifischen Gewichtes der Blätter, zu Stande kommen, so können obige Factoren nicht für alle Fälle ausreichen. Eine Torsionsursache durch active Wachsthumsthätigkeit wird aber immer hergestellt, sobald das Verlängerungsstreben in einem flachen Bande von einer zur anderen Kante in einem anderen als arithmetischen Verhältniss abnimmt[4]). Diese Bedingung dürfte wohl gewöhnlich realisirt sein, wenn Licht und Schwerkraft in einer zur Medianebene senkrechten Richtung wirken und eine dem entsprechende Krümmung zu erzielen streben, die freilich in manchen Fällen auch zu einer sichelförmigen Krümmung des Blattes führt[5]). Ob diese bisher vernachlässigte Ursache zur Erklärung der activen Drehbewegungen ausreicht, wird die empirische Prüfung zu entscheiden haben. Da aber positiven Falles in der Organisation und Reactionsfähigkeit bilateraler Pflanzentheile begründet ist, dass diese, auch ohne Mitwirkung anderer äusserer Agentien, ihre Blattoberseite dem Licht zuwenden, würde es, eben mit Rücksicht auf den thatsächlichen Erfolg, erlaubt sein, von einem Transversalheliotropismus (oder -Geotropismus) der Blätter (resp. der

---

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 266. Entsprechende Resultate wurden auch erzielt, als bei Mangel des Blattstiels der obere Theil der Lamina entfernt wurde.

2) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 150.

3) Frank, Bot. Ztg. 1873, p. 55. Solche Beobachtungen machte auch schon Bonnet (Unters. über den Nutzen der Blätter 1762, p. 61). Ueber den Einfluss der Wasserbedeckung bei Wasserpflanzen vgl. II, p. 159.

4) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 417.

5) Trotz ihres nicht kreisförmigen Querschnitts bewegen sich nach Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 397) die ersten Blätter der Keimpflanzen von Phalaris canariensis immer geradlinig gegen das Licht, gleichviel in welchem Winkel dieses gegen die Medianebene des Blattes gerichtet ist. Dagegen ist nach Wiesner (Die undulirende Nutation der Internodien 1878, p. 7, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 77, Abth. 1) die heliotropische Bewegung nutirender epicotyler Stengelglieder eine complicirte Raumcurve, wenn die Lichtstrahlen senkrecht gegen die Nutationsebene gerichtet sind.

Thallome) zu reden[1]. Welche Erklärung nun auch für die einzelnen Bewegungsvorgänge zu geben sein mag, jedenfalls unterliegt, wie schon Bonnet bemerkte, die Richtung der noch bewegungsfähigen Blätter mit der täglichen Veränderung des Einfallswinkels des Lichtes gewissen Variationen[2].

Die trotz mehrreihiger Blattstellung an horizontalen oder schief aufsteigenden Aesten vieler Pflanzen zweizeilige Anordnung der Blätter kommt entweder durch Torsion der Internodien oder ohne solche durch entsprechende Bewegungen der einzelnen Blätter zu Wege, die sämmtlich in derselben Lage gegen Licht und Schwerkraft sich im Gleichgewicht befinden. Letzteres ist u. a. der Fall bei Vinca, Lysimachia nummularia, Acer, Aesculus, Fraxinus, Cytisus laburnum, Taxus u. a. Coniferen. Drehungen in den Internodien finden sich besonders häufig bei decussirter Blattstellung, so z. B. bei Deutzia, Philadelphus, Lonicera, kommen jedoch auch bei zerstreutständigen Blättern vor, z. B. bei Spiraea hypericifolia, Kerria japonica[3]. Bei solchen Pflanzen zeigen die am Internodium herablaufenden Rinnen direct die Torsion an, durch welche bei decussirter Blattstellung jedes Blattpaar um 90 Grad an horizontalen Aesten gedreht wird, da immer nur ein Internodium in Torsion begriffen zu sein pflegt und diese vollendet ist, ehe in einem jüngeren Internodium die Drehung beginnt. Nach gewaltsamer Ablenkung aus der Gleichgewichtslage sind übrigens die Zweige, so lange sie wachsthumsfähig, zu erneuten Torsionen befähigt.

Nach den von de Vries mit Philadelphus hirsutus, Deutzia crenata, Rhodotypus kerrioides ausgeführten Experimenten ist die Torsion eine Folge des von dem Blattgewicht abhängigen mechanischen Drehungsmomentes, das erst bei horizontaler Lage der Blätter zu wirken aufhört. Denn nun halten sich die statischen Momente der opponirten Blätter das Gleichgewicht, während deren von Schwerkraft, Licht u. s. w. abhängigen Wendungen zuvor der Regel nach dem oberen Blatt die Oberhand verschaffen. Nach Entfernung des unteren Blattes kam demgemäss, wie de Vries fand, die Drehung des Internodiums zu Stande, während dieselbe unterblieb, wenn das zenithwärts gewandte Blatt weggenommen war. Da die Drehungen auch im Dunklen vor sich gehen[4], reichen schon die, ohne Zuthun des Lichtes ausgeführten Blattbewegungen zur Herstellung eines geeigneten Torsionsmoments aus, doch kommen für Erreichung dieses bei Beleuchtung gewiss auch heliotropische Blattbewegungen in Betracht[5]. Uebrigens mögen wohl durch Licht oder Schwerkraft in den Internodien verursachte Wachsthumsursachen in manchen Fällen eine gewisse oder auch hervorragende Rolle in der Torsion mitspielen, wie dieses offenbar in den dorsiventralen Sprossen von Selaginella, auch wohl in den durch Induction erst dorsiventral

1) In diesem Sinne kann man Darwin (l. c., p. 374) beistimmen, der einen Transversalheliotropismus der Blätter für wahrscheinlich hält.

2) Wie schon bemerkt, sind Mittheilungen über besondere Bewegungsvorgänge in den citirten Schriften von Bonnet, Frank, Wiesner, Darwin zu finden. — Nur hinweisen will ich hier auf die erst empirisch zu begründende Angabe, dass bei Silphium laciniatum die jungen grundständigen Blätter nach Nord und Süd sich richten sollen. Meehan, Bot. Jahresb. 1877, p. 561. Wohl auf dieselbe Pflanze bezieht sich die gleichlautende Angabe in Flora 1847, p. 492.

3) Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 11 u. 56; de Vries, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 272; Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II, p. 52.

4) Frank, l. c., p. 40, 56, 64. 5) Vgl. Wiesner, l. c., p. 53.

gewordenen Zweigen von Hedera helix der Fall ist[1]. Ebenso kann die Drehungsursache nicht vom Blattgewicht herrühren an aufrecht wachsenden Sprossen von Urtica dioica, die bei einseitiger Beleuchtung eine Torsion in den Internodien ausführen[2].

Durch eine Drehung in den ersten Internodien wird an den Seitenzweigen von Tilia, Carpinus, Ulmus die Horizontalstellung der Blätter erzielt, welche zwar schon in der Knospe zweizeilig angeordnet, jedoch so orientirt waren, dass der Medianschnitt vertical stand[3]. Die Torsionsursachen dieser aus inneren Ursachen dorsiventralen Zweige, sowie der durch Induction dorsiventral werdenden Zweige von Coniferen u. s. w. sind noch nicht näher untersucht[4]. Bekannt ist nur, dass, wie Frank[5] fand, solche Wendungen auch im Dunkeln stattfinden, und nach de Vries[6] unterblieb die Torsion an Aesten von Ulmus campestris und Celtis australis, denen die Blätter genommen waren.

Kapitel VIII.

Locomotorische Bewegungen.

Abschnitt I. Freie Ortsbewegungen vegetabilischer Organismen.

§ 75. Den freien Ortsbewegungen animalischer Organismen entsprechende active Locomotionen sind unter den mit dem Substrate nicht verwachsenen Entwicklungsstadien kryptogamischer Gewächse immerhin ziemlich verbreitet. So führen Oscillarien, Diatomeen, Desmidiaceen, Bacterien, Volvocineen, Pandarineen, Myxomyceten während ihres Lebens autonome Ortsbewegungen aus, die ferner den eben dieserhalb Schwärmzellen genannten geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen allgemein zukommen. In den Samenfäden treten uns auch bei den höchst entwickelten Kryptogamen Schwärmzellen entgegen, und Schwärmzellen dienen vielfach den im Wasser lebenden Algen und Pilzen (doch auch gewissen Landformen), als Mittel ungeschlechtlicher Fortpflanzung.

Die im Wasser lebenden Organismen schwimmen entweder frei durch dieses Medium (Schwimmbewegungen) oder gleiten auf einem festen Substrate

---

1) So würden die übrigens nicht immer zutreffenden Einwände Frank's (Bot. Ztg. 1873, p. 21) sich erledigen.

2) Göbel, Bot. Ztg. 1880, p. 843.

3) Frank, l. c., p. 9 u. 31; Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 211.

4) Vgl. II, p. 166. Das hinsichtlich der Induction von Bilateralität Bekannte ist an dieser Stelle mitgetheilt.

5) L. c., p. 64. 6) L. c., p. 272.

fort, das für die ausserhalb des Wassers lebenden Organismen als Stützpunkt ihrer activen Locomotionen nothwendig ist. Im Näheren kann man hiernach Gleitbewegungen und amöboide Kriechbewegungen unterscheiden. Letztere werden in typischer Weise von den Plasmodien der Myxomyceten ausgeführt, während in den Gleitbewegungen ohne amöboide Formänderungen des Körpers Diatomeen, Oscillarien, auch wohl Desmidiaceen an dem Substrate fortgleiten. Uebrigens lassen sich Schwimmbewegungen, Gleitbewegungen und amöboide Kriechbewegungen, wie aus Folgendem näher hervorgehen wird, nicht scharf trennen, und einleuchtend ist ja ohne Weiteres, dass bei Adhäsion an eine Unterlage eine Schwimmbewegung nöthigenfalls zu einer Gleitbewegung führen kann. Die Schwimmbewegungen werden namentlich durch Wimperbewegungen herbeigeführt, kommen ohne solche indess bei manchen Spaltpilzen, Oscillarien, vielleicht auch Diatomeen zu Stande. Die bewegenden Kräfte in den Gleitbewegungen sind noch nicht zweifellos sichergestellt. Die amöboiden Bewegungen bewerkstelligen zugleich das Fortkriechen der Plasmodien von Myxomyceten, doch gibt es auch Schwimmbewegungen von Schwärmern u. s. w., in denen die gleichzeitig thätigen amöboiden Formänderungen wenigstens nicht die hauptsächlichste Bewegungsursache sind.

Zu Schwimmbewegungen und Gleitbewegungen sind auch mit Zellhaut umkleidete Pflanzen befähigt, während amöboide locomotorische Kriechbewegungen für die in starre Zellhaut eingeschlossenen Protoplasmaorganismen unmöglich sind. Da nun der Protoplasmakörper, auch der höherer Pflanzen, innerhalb des von der Zellhaut umkleideten Raumes bis zu einem gewissen Grade amöboide Bewegungen ausführt, würden freie Ortsbewegungen vermittelst dieser im Pflanzenreich sicher weit zahlreicher auftreten, wenn nackte Protoplasmaorganismen häufiger zu einem Leben ausserhalb Zellhautkammern bestimmt wären. Innerhalb dieser vollziehen sich, wie in allen Protoplasmaorganismen, langsamer oder schneller strömende oder gestaltändernde Bewegungen, und im Verein mit diesen sollen auch die locomotorischen Kriechbewegungen der Myxomyceten erst weiterhin behandelt werden.

Wir halten uns hier allein an die den animalischen Eigenbewegungen entsprechenden Locomotionen, die man active Ortsbewegungen gegenüber den mannigfachen passiven Ortsbewegungen von Pflanzen und Pflanzentheilen nennen kann, welche letztere übrigens für die Pflanze gleichfalls biologisch bedeutungsvoll sein können. Zu solchen passiven Ortsbewegungen zählt u. a. das Fortschleudern von Samen, Sporen, die Fortbewegung durch Wasser und Wind, das Einbohren von Früchten u. s. w. und die mannigfachen, zur Ausbreitung von Fortpflanzungsorganen dienenden Vorgänge[1].

Die passive Fortbewegung in Wasser wird theils durch Strömungen dieses, theils durch das spezifische Gewicht der Pflanzen veranlasst. Denn wenn turgescente Zellen durchgehends in Wasser untersinken, so wird doch durch Ansammeln von Luft ein geringeres spezifisches Gewicht erreicht, und bekannt ist, wie auf den Boden gesunkene Samen und vegetative Fortpflanzungsorgane mit der Ausbildung der Intercellularen die sich entwickelnden Pflanzen auf die Oberfläche des Wassers führen[2]. Das trifft ferner für Algenfäden u. s. w. zu, an denen Luftblasen als hebende Ballons adhäriren[3]. Doch können todte

1) Einiges ist in dieser Hinsicht II, § 60 angeführt. Vgl. Hildebrand, Verbreitungsmittel d. Pflanzen, 1873.

2) Ueber das Vorkommen der luftführenden Intercellularen vgl. I, § 18.

3) Vgl. Nägeli, Ueber die Bewegung kleinster Körperchen, Sitzungsb. d. Münchner Akademie 7. Juni 1879, p. 420.

Schwärmzellen[1]), Samen von Sagittaria sagittaefolia[2]) u. s. w., trotz höheren spezifischen Gewichts, auf Wasser schwimmen, wenn dieses nicht adhärirt, indem an der Contactfläche ein capillarer Auftrieb zu Stande kommt.

Zu diesen passiven Bewegungen zählt ferner die Molecularbewegung in Wasser befindlicher winziger Körper und das Schweben von Sonnenstäubchen und anderen kleinen Partikeln in der Luft, worüber Näheres bei Nägeli (Ueber Bewegung kleinster Körperchen, l. c.) nachzusehen ist.

Ortsbewegungen vermittelst schwingender Cilien.

§ 76. Bei Existenz von schwingenden Wimpern wird durch diese, wie es scheint, die ganze, die Schwärmsporen forttreibende Bewegungskraft gewonnen, doch ist damit nicht ausgeschlossen, dass vielleicht daneben in anderen Fällen weitere Bewegungsursachen thätig sind, deren cilienlose Organismen für ihre Locomotion ohnehin bedürfen[3]).

Die in geringerer oder grösserer Zahl vorhandenen Wimpern bedecken entweder den ganzen Körper oder finden sich nur an bestimmter Stelle. Letzteres ist gewöhnlich der Fall an Schwärmsporen, an denen ein, zwei oder auch, wie bei Oedogonium, ein Kranz von Wimpern vorhanden sind, die hier, wie auch die in Zweizahl bei andern sexuellen und asexuellen Schwärmsporen vorhandenen Cilien, von dem hyalinen Fleck, dem Keimfleck, entspringen, resp. um diesen gestellt sind. Bei den Samenfäden geht das meist schmälere Vorderende in 1 oder 2 Wimpern über, die, wenn sie zahlreich werden, wie bei den Samenfäden der Farnkräuter, die Windungen des schraubenförmigen Spermatozoids bekleiden können. Allseitig gleichmässig bedeckt mit Wimpern sind dagegen die freilich aus einer gewissen Zahl von Individuen componirten Colonien von Volvox, Pandorina u. s. w. und die Schwärmsporen von Vaucheria[4]). Diese Colonien, und ebenso die Schwärmsporen, erfahren in der Bewegung im Allgemeinen keine Formänderungen, während die einwimperigen Schwärmer von Myxomyceten[5]) zugleich amöboide Bewegungen und vielleicht auch manche Samenfäden gewisse gestaltliche Aenderungen ausführen[6]).

Allgemein scheint die fortschreitende Bewegung der mit Cilien, übrigens auch einiger der ohne Cilien bewegten Organismen mit einer Achsendrehung verknüpft zu sein. In den Schwärmzellen und Samenfäden geht durchgehends

---

1) Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 105; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 377. — Ueber das eigenthümliche Kriechen der Schwärmer von Chromophyton Rosanoffii auf der Wasserfläche vgl. Woronin, Bot. Ztg. 1880, p. 630.

2) Hildebrand, l. c., p. 77.

3) Einige Oscillarien besitzen Wimpern, die aber unbeweglich sind. Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 91.

4) Näheres bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 28, u. in der dort citirten Literatur; ausserdem vielfache Angaben in der neuern Lit. über Algen. Hinsichtlich des Baues der Schwärmsporen von Vaucheria vgl. Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung 1880, p. 88.

5) De Bary, Die Mycetozoen 1864, II. Aufl., p. 81; Cienkowsky, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 419.

6) So ist es nach Hofmeister (l. c., p. 33) bei den Samenfäden von Equisetum, nach Cohn (Die Entwicklungsgeschichte d. Gattung Volvox 1875, p. 20, Festschrift) bei den Spermatozoiden von Volvox. Doch dürften nach Nägeli (Beiträge zur wissenschaftl. Botanik 1860, Heft 2, p. 97) die Fäden selbst sich während der Bewegung relativ starr verhalten.

das die Cilien tragende Ende voran[1], doch wird die einzige Wimper der Schwärmer von Chytridium vorax[2] nachgeschleift. Der Kugelgestalt halber fehlt in den Colonien von Volvox und Pandorina[3] eine bestimmte Längsachse, die indess ausgesprochen ist in der Gestaltung der Schwärmzellen von Vaucheria[4], welche sich in Richtung dieser Hauptachse bewegen. Das Fortrücken geschieht, sofern nicht Hindernisse entgegentreten, ziemlich gleichmässig in geraden oder in gekrümmten Bahnen, während zugleich die Schwärmspore eine gerade, resp. einfach gekrümmte Curve oder auch eine Schraubenlinie beschreibt. Dabei dreht sich die Schwärmzelle zugleich um ihre eigene oder um eine ideale Achse, die gegen die Hauptachse parallel oder geneigt gerichtet ist[5].

Stösst eine Schwärmspore gegen eine Glasplatte oder eine andere Widerlage, so dauert, trotz der Hemmung der fortschreitenden Bewegungen, die Drehung um die Achse fort, und zwar verharrt nach Nägeli die um eine centrale Achse rotirende Schwärmspore auf einem Punkt[6], während der um eine excentrische Achse sich bewegende Schwärmer entsprechende Kreise an der Glasplatte beschreibt. Uebrigens weichen nicht selten die Schwärmsporen, während zugleich ihre Drehungsrichtung in die entgegengesetzte übergeht, ein wenig von der Glasplatte zurück, um bald wieder unter Wiederannahme der früheren Drehrichtung in der zuvorigen Weise gegen die Glasplatte zu steuern[7]. Während des Vorrückens ist die Drehung bei den einen Arten rechts, bei den anderen links gerichtet und ändert sich der Regel nach an den frei schwimmenden Objecten nicht, doch wurde eine solche Umkehrung in einigen Fällen von Nägeli beobachtet. In den Colonien von Volvocineen scheint übrigens die Drehungsrichtung während des gleichsinnigen Fortrückens häufiger umzusetzen[8].

Mögen nun auch die Ursachen für Drehung und Fortbewegung irgend einen Zusammenhang haben, so stehen doch beide nicht in unmittelbarer Abhängigkeit. Denn bei gehemmter Fortbewegung schreitet die Drehung fort und einer schnellen Drehung muss durchaus nicht eine schnellere Fortbewegung entsprechen. Ferner beobachtete Nägeli (l. c. p. 101) an den in der Nähe des Deckgläschens sich fortschiebenden Schwärmzellen ohne Achsendrehung eine allerdings langsame Fortbewegung.

---

1) Nägeli, l. c., p. 96.

2) Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 13.

3) Stephanosphaera scheint hingegen nach Cohn (Zeitschrift f. wiss. Zoologie 1853, Bd. 4, p. 84) in Richtung der durch die Stellung der gestreckten Einzelindividuen markirten Hauptachse sich zu bewegen.

4) Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 89.

5) Nägeli, l. c., p. 96. Wesentlich gleich verhält es sich mit den Samenfäden, ebenda p. 97.

6) Dahin gehören auch die Schwärmer von Vaucheria, vgl. Strasburger, l. c., p. 89. — Vgl. ferner Hofmeister, l. c., p. 30.

7) Vgl. Nägeli, l. c.; ferner Gattungen einzelliger Algen 1849, p. 20; Zeitschrift f. wiss. Bot. 1844, Heft 1, p. 176.

8) Cohn, Zeitschrift f. wiss. Zool. 1853, Bd. 4, p. 85; Nägeli, l. c., p. 97. Die Bestimmung der Drehungsrichtung ist oft recht schwierig und wohl zum guten Theil nicht mit der Kritik wie bei Nägeli (l. c., p. 98) ausgeführt.

Als sich activ bewegende und die Bewegung verursachende Organe [1]) werden die Wimpern dadurch gekennzeichnet, dass sie fortschwingen, wenn auch die Schwärmspore selbst festgeklemmt ist, dass ferner nur der bewimperte Theil sich bewegt, wenn beim Ausschwärmen ein Zerreissen der Schwärmsporen in zwei Stücke erreicht wird, unter diesen Umständen aber beide Theilhälften an der ringsum mit Wimpern besetzten Schwärmspore von Vaucheria fortfahren sich zu bewegen [2]). Auch werden nach Strasburger [3]) die Schwärmer bewegungslos, falls es gelingt, durch heftiges Schütteln in Wasser die Cilien der Schwärmsporen abzustossen, und die im Ganzen lebhaftere Bewegung kleinerer Schwärmer [4]) mag sich aus der im Verhältniss zum motorischen Apparat geringeren Körpermasse erklären. Durch die Bewegung allein werden die Schwärmzellen schwebend in ruhigem Wasser gehalten, während sie als specifisch schwerere Körper mit dem Tode sich zu Boden senken [5]). Bei den als Fortpflanzungsorgane functionirenden Schwärmzellen hat im Allgemeinen die Bewegungszeit eine beschränkte Dauer, ja bei Vaucheria sericea kamen die Schwärmer schon $^1/_2$ bis $1\,^1/_2$ Minuten nach dem Ausschwärmen zur Ruhe [6]), doch können die Schwärmer anderer Pflanzen mehr als einen Tag beweglich bleiben.

Die Schnelligkeit des Fortrückens ist absolut gering. Als schnellste gemessene Bewegung wird von Hofmeister [7]) die der Schwärmer von Aethalium septicum mit 0,7 bis 0,9 mm per Secunde angeführt, während in gleicher Zeit die Colonien von Gonium pectorale 0,046 mm zurücklegten. Würde nun auch ein Schwärmer von Aethalium im günstigsten Falle 18 Minuten zur Zurücklegung eines Weges von 1 Meter gebrauchen, so ist dieses im Verhältniss zur Körpergrösse eine immerhin sehr ansehnliche Schnelligkeit. Denn der von einem solchen Schwärmer durchmessene Weg beträgt in der Secunde jedenfalls mehr als das 3 fache des Körperdurchmessers, während in gleicher Zeit ein Mensch im Schritt ungefähr die Hälfte seiner Länge, die Erde $^1/_{420}$ ihres Durchmessers zurückgelegt [8]). Die Bewegungsschnelligkeit der wimperlosen Organismen scheint im Allgemeinen geringer als die flinker Schwärmer zu sein. In Versuchen von Nägeli [9]) brauchten u. a. die frei liegenden Fäden von Phormidium vulgare (Oscillarieae) bei 26° C. für eine Wegstrecke von 0,01 mm 10 Secunden, die in der Scheide befindlichen Fäden 30—190 Secunden.

Wie im Näheren durch die Wimperbewegung die forttreibende Kraft gewonnen wird, ist fraglich, und so muss es auch unentschieden bleiben, ob mit dieser zugleich ein Tor-

1) Diese Auffassung vertrat schon Unger, Die Pflanze im Momente d. Thierwerdung 1843, p. 93. Gegen die einstige Anschauung Nägeli's (Gattungen einzelliger Algen 1849, p. 22), die Wimpern seien nur passiv in Bewegung gesetzt, wurden Beweisgründe von C. Th. v. Siebold (Zeitschrift f. wiss. Zool. 1849, I, p. 287) zu Felde geführt.

2) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 29, u. die hier citirte Literatur.

3) Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 6.

4) Strasburger, l. c., p. 18 u. 42.

5) Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 102 u. 105.

6) Walz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 132. — Anderweitige Lit. in den ausserdem citirten Schriften.

7) L. c., p. 30. 8) Vgl. Nägeli, l. c., p. 14.

9) L. c., p. 14. Für Beggiatoa Angaben bei Cohn, M. Schultze, Archiv f. mikrosk. Anatomie 1867, III, p. 52. — Weitere Angaben bei Hofmeister u. in einzelnen der hier citirten Schriften.

sionsmoment gegeben ist, das freilich in den ohne Wimpern sich drehenden Organismen auf andere Weise zu Stande kommt. Nach Hofmeister[1]) sollen die Wimpern der Samenfäden von Chara hispida sich zu einer Schraubenlinie zusammenziehen, die dann, ähnlich wie bei einer Schlingpflanze, allmählich steiler wird, bis endlich die Torsion der Cilien wieder ausgeglichen ist. Voraussichtlich kommen, so gut wie bei animalischen Organismen[2]) pendelartige, peitschenartige und trichterförmige Bewegungen der Geiseln bekannt sind, auch an den Cilien vegetabilischer Organismen verschiedene Bewegungsformen vor, und vielleicht schliesst sich die Bewegung der kurzen Flimmern an den Schwärmsporen von Vaucheria der peitschenförmigen Flimmerbewegung an, die im Wesentlichen nach Art von Ruderschlägen die forttreibende Kraft gewinnt. Diese ist im Verhältniss zur Körpermasse relativ sehr ansehnlich, doch fehlen in dieser Hinsicht und über die Schnelligkeit der Wimperbewegung Messungen an vegetabilischen Objecten[3]). Auch ist unbekannt, ob die Wimpern isochron schwingen.

Die Cilien selbst sind immer, nöthigenfalls durch eine Zellhaut hervorgestreckte Fortsätze des Protoplasmakörpers, in welchen sie auch bei Schwärmsporen u. s. w. endlich wieder eingezogen werden. Augenscheinlich sind die Cilien aus einer relativ resistenten Masse gebildet, in der die bezüglichen Bewegungen wohl durch analoge Vorgänge wie im Protoplasma erzeugt werden. Ob es sich hierbei, wie naheliegend, um einen Wechsel der Imbibitionskraft in den bezüglichen Micellen handelt, bedarf noch der näheren Aufhellung. Auch ist zu ermitteln, ob die zu diesen autonomen Schwingungen führenden auslösenden inneren Anstösse in den Cilien selbst ihren Sitz haben oder von dem übrigen Körper des Organismus ausgehen. Uebrigens kennzeichnen die freilich in einem viel langsameren Tempo pulsirenden Vacuolen einen im Körper mancher Schwärmzellen sich abspielenden andern periodischen Vorgang.

Ortsbewegungen ohne schwingende Cilien.

§ 77. Die Diatomeen, Oscillarieen und die sich diesen gestaltlich anschliessenden chlorophyllfreien Spaltpilzformen (Spirulina, Spirillum, Vibrio u. s. w.) führen hin und her gehende Bewegungen aus, in denen sie gewöhnlich eine gewisse Zeit parallel der Hauptachse fortrücken, um dann eine rückgängige Bewegung einzuschlagen, in der das entgegengesetzte Ende vorausgeht. Sehr gewöhnlich gleiten dabei diese Organismen an der Oberfläche von festen Körpern, doch können die Oscillarieen[4]) auch frei schwimmen und nach Pfitzer[5]) vermögen dieses, entgegen anderen Behauptungen, auch Diatomeen.

Die Oscillarieen führen während der Bewegungen Drehungen um ihre Längsachse aus, welche die eigentliche Ursache der Bewegungen nicht sein können, da es auch gerade gestreckte und geradlinig sich fortbewegende

---

1) Pflanzenzelle 1867, p. 28. — Nach v. Flotow (vgl. Cohn, Nov. Acta Academ. Caesar. Leopold. 1850, Bd. 14, Abth. 2, p. 740) erzeugt eine jede Wimper ihren eigenen Wasserwirbel.

2) Vgl. Engelmann, in Handbuch d. Physiologie v. Hermann 1879, Bd. 1, p. 386.

3) Für animalische Organismen vgl. Engelmann, l. c., p. 387 u. 392.

4) Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 90. Nach Cohn (Schulze's Archiv f. vergl. Anat. 1867, Bd. III, p. 48) sollen die Oscillarien nur kriechende Bewegungen ausführen, und diese Voraussetzung ist wohl der Grund, dass Engelmann (Bot. Ztg. 1879, p. 56) die Bewegungen der frei schwimmenden Spirillen und Vibrionen als wesentlich verschieden von den Bewegungen der Diatomeen ansieht. — Aeltere Lit. über die seit Adanson (1767) bekannten Bewegungen der Oscillarien bei Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 563; Mohl, Vegetabil. Zelle 1851, p. 136.

5) Unters. über d. Bau u. d. Entwicklung d. Bacillariaceae (Hanstein, Botan. Abhandlg., Bd. I) 1871, p. 176. M. Schultze (Archiv f. mikrosk. Anat. 1865, Bd. 1, p. 385) konnte freies Schwimmen nicht beobachten. Vgl. ferner Nägeli, Gattungen einzelliger Algen 1849, p. 20.

Arten gibt. In den schraubig gewundenen Arten mag immerhin die Drehung bei der Fortschiebung mitwirken, und irgend ein Zusammenhang zwischen Bewegungsursache und Rotation um die Achse dürfte bestehen, da letztere gleichfalls umsetzt, wenn die Organismen eine rückgängige Bewegung einschlagen. Doch scheint auch wieder ein bestimmtes Verhältniss zwischen Geschwindigkeit der Drehung und fortschreitender Bewegung nicht zu existiren [1].

Während der freien Bewegung bleibt nach Nägeli (l. c.) der Körper der Oscillarieen relativ starr, doch werden zuckende und schnellende Bewegungen beim Kriechen auf einer Unterlage erzielt, indem die vermöge der Adhäsion erzeugten Spannungen plötzlich ausgeglichen werden [2]. Auf diese Vorgänge und auf Täuschungen dürften theilweise die Angaben von hin und her schlagenden Bewegungen der Oscillarieen zurückzuführen sein [3], indess ist die Möglichkeit autonomer krümmender Bewegungen um so weniger ausgeschlossen, als z. B. Fäden von Zygnemaceae solche in ausgezeichneter Weise besitzen (vgl. II, p. 193). Nennenswerthe Krümmungsbewegungen können jedenfalls nicht den mit verkieselten Panzern versehenen Diatomeen zukommen.

In wie weit die Achsendrehungen der Oscillarieen beim Kriechen auf einer Unterlage fortdauern, ist nicht näher untersucht; anderseits ist auch unbekannt, ob wie den an einem Substrat hinkriechenden Diatomeen, so auch frei schwimmenden Diatomeen Achsendrehungen abgehen [4]. Während der Gleitbewegungen liegen die Diatomeen mit einer Längsseite ganz oder nur theilweise dem Substrat an und können sich gelegentlich so aufrichten, dass nur eine Ecke noch an der Unterlage haftet [5]. Nach M. Schultze [6] u. A. gleiten die bekanntlich zweischaligen Diatomeen immer auf der Hauptseite, doch fand Borščow (l. c.) auch manche Arten, die ebensowohl auf der Nebenseite (d. h. auf der Fugenseite, auf welcher die Schalendeckel übereinandergreifen) lagen und bei denen auch auf dieser Carminpartikel adhärirten und fortbewegt wurden.

Die Adhäsion fester Partikel an der Oberfläche von Oscillarieen und Diatomeen setzt jedenfalls eine klebrige Oberfläche voraus, vermöge der auch das Festhaften dieser Organismen am Substrat erreicht wird. Siebold [7] und M. Schultze [8] constatirten, dass die adhärirenden Partikel von Carmin oder Indigo an der freien Oberfläche der genannten Pflanzen langsam, meist bis zu dem einen Ende fortgeschoben wurden, um dann nach kurzer Pause wieder eine rückgängige Bewegung zu beginnen. An verschiedenen Diatomeen sah M. Schultze Carminpartikel immer nur auf der Hauptseite adhäriren und fortbewegt werden, und beobachtete nie, dass die Partikel am Ende ihrer Bahn um die Kante

---

1) Nägeli, l. c., p. 90 ff.; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 421.

2) Vgl. über solche Bewegungen II, § 42 u. 60.

3) Vgl. Lit. bei Mohl, Vegetabil. Zelle 1851, p. 136, u. Cohn, l. c.; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 320.

4) Uebrigens führen Cylindrotheca u. Nitzschiella nach Borščow (Die Süsswasser-Bacillarieen des südwestlichen Russlands 1873, p. 35) Drehungen um die Achse während der Gleitbewegungen aus.

5) Max Schultze, Archiv f. mikrosk. Anat. 1865, Bd. I, p. 385.

6) L. c., p. 385; Pfitzer, l. c., p. 178.

7) Zeitschrift f. wiss. Zool. 1849, Heft 1, p. 284. Einige dahin zielende Beobachtungen hatte auch schon Ehrenberg gemacht.

8) L. c., p. 386.

herum auf die opponirte Hauptseite wanderten. Die Bewegungsthätigkeit muss auf beiden Seiten nicht übereinstimmend sein, denn wiederholt fand Schultze, dass die Körnchenbewegung auf beiden Seiten gerade entgegengesetzt gerichtet war. Das klebrige Material der Oscillarieen bleibt augenscheinlich an den fremden Gegenständen theilweise haften, da M. Schultze (l. c. p. 399) in reichlich mit Indigopartikeln versetztem Wasser den Weg dieser Organismen durch eine aus Farbstoffpartikeln zusammengekittete Röhre gekennzeichnet fand. Auch wurde zuweilen ein von den Diatomeen abgelöster Körper noch einige Zeit von den sich fortbewegenden Organismen nachgeschleppt.

Aus obigen Beobachtungen folgt jedenfalls, dass eine bewegende Kraft, welche an der Oberfläche der Diatomeen und Oscillarieen Körnchen zu verschieben vermag, die Ursache der Fortschiebung dieser Organismen auf einer festen Unterlage wird. Diese Bewegungskraft muss zudem relativ ansehnlich sein, da nach M. Schultze (l. c. p. 388) an der Oberfläche von Diatomeen Körnchen fortbewegt werden, die dem Augenschein nach das Gewicht dieser Organismen übertreffen. Indess ist aus diesen Erfahrungen allein noch nicht zu entnehmen, ob die Bewegung durch eine active Thätigkeit in dieser klebrigen Schicht erzielt wird, oder ob diese nur die Adhäsion der Körperchen vermittelt, welche durch irgend eine andere Kraft, etwa durch einen aus dem Innern des Organismus hervorgetriebenen Wasserstrom, in Bewegung gesetzt werden. Diese möglicherweise nur passive Betheiligung der klebrigen Schicht hat M. Schultze [1]) nicht genügend ins Auge gefasst, der aus der Schale der Diatomeen Protoplasmafäden hervortreten lässt, welche, etwa wie Flimmerepithel oder Pseudopodien der Rhizopoden, die Fortbewegung vermitteln. Das immerhin mögliche Hervortreten feiner Protoplasmafäden hat bis dahin nicht direct demonstrirt werden können, auch Engelmann's Experimente, der Erfolg mechanischer (elektrischer) und chemischer Eingriffe, lehren nur die Existenz einer stofflich verschiedenen Schicht an der Oberfläche von Oscillarieen kennen, charakterisiren dieselbe aber durchaus nicht als Protoplasma. An den Oscillarieen kommt übrigens gallertige Umhüllung durch Zellhautmetamorphose nachweislich zu Stande [2]).

Anderseits gibt es aber keine entscheidenden Beweise für die Annahme Nägeli's [3]), Siebold's (l. c.), Dippel's [4]), Borsčow's (l. c.), nach welcher die Bewegungskraft durch diosmotische Prozesse, also jedenfalls durch eine Wasserbewegung gewonnen wird. Auch sind für diese Annahme nicht zwingend die Beobachtungen Mereschkowsky's [5]), die eben nur zeigen, dass Spaltpilze in dem umgebenden Wasser in einer von der angestrebten Bewegungsrichtung abhängigen Weise bewegt werden, indess unentschieden lassen, ob Wasserströme die primäre Ursache der Bewegung sind. Die Möglichkeit, dass einseitig hervorgetriebenes Wasser — und solche Hervortreibungen kommen ja vor — Bewegungen erzielt, ist immerhin zuzugeben. — Bemerkt sei noch, dass nach M. Schultze (l. c. p. 381) die Lebhaftigkeit der Protoplasmaströmungen im Inneren der Diatomeen für die Ortsbewegungen dieser nicht entscheidend ist.

Das lange bekannte strahlenförmige Auseinanderweichen der auf feuchtem Substrat befindlichen Oscillarieen [6]) ist eine Folge davon, dass der nach Aussen zielenden Bewegung geringere Widerstände als der nach Innen gerichteten Bewegung entgegen stehen. Das in letzterer erzielte Anstossen scheint ausserdem nach Nägeli [7]) einen die Umwendung begünstigenden Einfluss zu haben. — In einer ähnlichen Weise wird auch das Auseinander-

---

1) L. c., p. 391. Dieser Ansicht haben sich angeschlossen Pfitzer (l. c.) und Engelmann (Bot. Ztg. 1879, p. 54).

2) Dass einige Oscillarieen inactive Wimpern besitzen, ist Bd. II, p. 361 erwähnt.

3) Gattungen einzelliger Algen 1849, p. 20.

4) Beiträge zur Kenntniss der in den Soolwässern von Kreuznach lebenden Diatomeen 1870, p. 332.

5) Bot. Ztg. 1880, p. 529.

6) Ueber solche Vorgänge bei Diatomeen vgl. M. Schultze, l. c., p. 396.

7) Beiträge zur wissenschaftl. Botanik 1860, Heft 2, p. 91.

strahlen der Fäden von Spirogyra erreicht, wenn eine zusammenhängende Masse dieser in eine flache Wasserschüssel gebracht wird [1]).

Den Desmidiaceen fehlen vielleicht freie Schwimmbewegungen nicht [2]). Diese Organismen haften mit erheblicher Kraft an der Unterlage, da erst starke Wasserbewegung Closterien abzureissen vermochte [3]), adhäriren übrigens häufig nur mit einer Kante oder Spitze an dem Substrate. Bei Closterium moniliferum wechselt aus autonomen Ursachen die dem Substrate aufsitzende Spitze, und unter dem Einfluss des Lichtes bewegt sich hierdurch dieser längliche Organismus in ähnlicher Weise dem Lichte zu, wie ein Stab, der so fortgeschleudert wird, dass er abwechselnd bald auf diese, bald auf jene Spitze zu stehen kommt und mit jedem Ueberschlagen um seine Körperlänge fortrückt. Zugleich wird in geringem Maasse dieses Closterium dem Lichte genähert, indem die Zelle auf ihrem jeweiligen Stützpunkt langsam gegen das Licht hin fortgleitet [4]). An anderen Desmidiacen wurden von Stahl solche Ueberschlagungsbewegungen nicht beobachtet.

Einfluss des Lichtes.

§ 78. Bei einseitiger Beleuchtung bewegen sich sehr viele der hier behandelten Organismen dem Lichte zu oder wandern von demselben hinweg, und zwar reagiren die sensiblen Objecte durchgehends derart, dass sie nach einem schwachen Licht hinsteuern, bei einer specifisch verschiedenen, theilweise erst bei sehr hoher Lichtintensität, die umgekehrte, das Licht fliehende Bewegung beginnen. Indem wir nun diese Lichtstellung als Phototaxis bezeichnen, soll die Ansammlung an der Lichtseite positive, die entgegengesetzte Gruppirung negative Phototaxis genannt werden.

Wie diese Bewegungen, sind auch die nächsten Ursachen der bezüglichen phototactischen Bewegungen nicht übereinstimmend. In den mit Cilien bewegten Organismen wird durch die Lichtstrahlen eine letzteren parallele Stellung der Hauptachse erzielt, und da in Richtung dieser die Schwärmzellen fortsteuern, ist mit der Orientirung der Achse eine Bewegung in Richtung der Lichtstrahlen gesichert und zugleich der negative oder positive Sinn dieser Bewegung bestimmt, je nachdem vermöge des Lichtreizes der Keimfleck, resp. der in Bewegung vorausgehende Theil der Objecte dem Lichte zugewandt oder abgewandt wurde.

Eine bestimmte Stellung veranlasst ferner die Lichtrichtung in Closterium moniliferum, Pleurotaenium, Micrasterias Rota und wohl auch anderen Desmidiaceen [5]). Bei mässiger Beleuchtung steht die Hauptachse parallel zur Licht-

---

1) Hofmeister, Jahreshefte d. Vereins f. Naturkunde in Württemberg 1874, Jahrg. 30, p. 211.

2) Vgl. die Beobachtungen von Stahl, nach denen (Bot. Ztg. 1880, p. 399) Closterium bei mässiger Beleuchtung auf die Oberfläche des Wassers steigt und im Sonnenlicht sich auf den Boden des Gefässes begibt.

3) Stahl, Bot. Ztg. 1880, p. 397. Diatomeen vermögen selbst in der durch mässige Wasserfälle erzielten Bewegung sich noch an Steinen festzuhalten.

4) Stahl, l. c., p. 394, u. Verhandlg. d. phys.-med. Ges. in Würzburg 1879, Bd. 14.

5) Stahl, Bot. Ztg. 1880, p. 392. Auch schon Verhandlg. d. phys.-med. Ges. in Würz-

richtung, bei intensiver Beleuchtung aber wird dieselbe bei Closterium und Pleurotaenium in eine zur Lichtrichtung rechtwinklige Lage gebracht, und wenn Stahl an Microsterias eine solche Lagenänderung nicht sicher beobachtete, dürfte die Ursache in einer relativ hohen Lichtstimmung zu suchen sein. Da nun Closterium moniliferum nach Stahl auf einer horizontalen Unterlage fortgleitet, wenn es parallel oder senkrecht zu schief einfallendem Licht gestellt ist, und zwar im ersteren Falle nach dem Lichte hin, im zweiten von demselben hinweg sich bewegt, so ist hier also eine mit der Längsachse nicht parallele Bewegung thätig, welche freilich, was nicht untersucht, eine durch die Adhäsion ermöglichte horizontale Componente des in Richtung der Achse thätigen Bewegungsstrebens sein könnte. Ausserdem hilft das p. 367 erwähnte Ueberschlagen mit, um Closterium, nicht aber die anderen erwähnten Desmidiaceen, lichtwärts oder schattenwärts zu bewegen.

Die Längsachsen der lichtwärts wandernden Diatomeen sind verschieden orientirt[1], doch muss in diesen Organismen durch den Lichtreiz eine nach der Lichtquelle hin geförderte Bewegungsthätigkeit veranlasst werden, da unter normalen Verhältnissen die Diatomeen um ebensoviel vorwärts als rückwärts gleiten. Dieses gilt auch für die Oscillarieen, deren Achsenrichtung während der lichtwärts zielenden Wanderung[2] noch nicht näher untersucht ist. Uebrigens scheinen auch diese Organismen, und nachweislich die Diatomeen, genügend intensives Licht zu fliehen[3]. Analog führen auch die Plasmodien der Myxomyceten je nach der Lichtintensität positiv oder negativ phototactische Kriechbewegungen aus, und ein entsprechendes Verhältniss zwischen Lichtintensität und der von dieser abhängigen Bewegungsrichtung kommt verbreitet dem in Zellwandgehäuse eingeschlossenen Protoplasmakörper höherer und niederer Pflanzen zu[4].

Während also die Orientirung der Achse der Schwärmsporen ausreicht, um die Bewegungsrichtung dieser Organismen zu bestimmen, muss u. a. bei den Plasmodien, die ohne äussere Eingriffe sich strahlig nach allen Seiten ausbreiten würden, durch den Lichtreiz erzielt werden, dass die Bewegungsthätigkeit in der Lichtrichtung gefördert, in einer hierzu senkrechten Richtung aber verlangsamt wird. Den specifischen Bewegungsverhältnissen angemessen erzielen demgemässe Lichtreize Erfolge, durch welche derselbe Zweck, nämlich eine lichtwärts oder schattenwärts gehende Wanderung der Organismen, erreicht wird, die damit einem für sie günstigen Licht entgegengeführt, einem durch seine Intensität nachtheiligen Licht aber entzogen werden. Letzteres

---

burg 1879, N. F., Bd. 14. — Euastrum und Cosmarium reagiren zwar auch auf Licht, doch scheint, wie bei Diatomeen, nach Stahl eine bestimmte Orientirung der Hauptachse nicht erreicht zu werden. — Penium curtum stellt sich nach A. Braun (Verjüngungen in der Natur 1849, p. 217) dem Licht parallel.

1) Cohn, Bot. Ztg. 1867, p. 171, u. Jahresb. d. Schles. Gesellschaft f. vaterl. Cultur 1863, p. 102; Stahl, Bot. Ztg. 1880, p. 400.

2) Beobachtet von Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 340, und nach diesem bereits früher von Bory d. St. Vincent.

3) Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 27.

4) Vgl. II, § 82 u. 83. Auch ist hier mitgetheilt, wie eine bestimmte Orientirung der Chlorophyllkörner gegen die Lichtrichtung erreicht wird.

geschieht um so sicherer bei Diatomeen, Desmidiaceen, Plasmodien, wenn ihnen Gelegenheit gegeben ist, sich in den Schlamm, resp. in ein anderes Substrat hineinzuarbeiten, aus dem bei günstigem Licht diese Organismen wieder hervorgelockt werden.

Zweckdienlich sind auch die heliotropischen Krümmungsbewegungen, welche die Glieder festsitzender Pflanzen in eine bestimmte Stellung gegenüber der Richtung des Lichtes bringen, und in der That schliessen sich diesen zunächst die phototactischen Bewegungen von Schwärmzellen und Desmidiaceen an. Bei locomotorischer Bewegungsfähigkeit wird hier ohne Krümmung des Körpers die nöthige Wendung vollführt, und zugleich kann eine, bei festgewurzelten Pflanzen natürlich ausgeschlossene, fortschreitende Ortsbewegung eintreten. Eine solche ist für die phototactische Achsenrichtung keine Bedingung, denn diese erreichen auch die an fortschreitender Bewegung gehemmten Schwärmzellen und Desmidiaceen, und die Neigung eines mit einer Spitze festsitzenden Closteriums gegen das Licht würde einer heliotropischen Bewegung besser entsprechen, wenn die Bewegung nicht allein an der Anheftungsstelle vollzogen würde. Möglich, dass bei Fixirung der Basis junge Closterien sich thatsächlich heliotropisch krümmen, und zweifellos wird es gelingen, unter den Algen solche zu finden, die Bewegungen sowohl unter Krümmung des Körpers, als in der wie ein Charnier wirkenden Anheftungsstelle vollziehen können. Doch muss bei Closterien natürlich nicht in der Anheftungsstelle die activ bewegende Kraft liegen.

Um die für die Richtungsverhältnisse maassgebenden Reizwirkungen des Lichtes zu verfolgen, muss nothwendig die Gesammtheit der heliotropischen und phototactischen Bewegungen in gleichem Maasse berücksichtigt werden. Letztere sind sogar besonders lehrreich, weil sie als ganz verbreitete Erscheinung einen von der Lichtintensität abhängigen Wechsel der Bewegung, resp. der Achsenrichtung zeigen, während analoge Beziehungen in den heliotropischen Bewegungen seltener evident ausgebildet sind, doch nicht fehlen, da die Schläuche von Vaucheria mit steigender Helligkeit aus ihrer den Lichtstrahlen parallelen in eine zu diesen senkrechte Stellung sich krümmen (vgl. II, p. 303) und wenigstens häufiger in den Entwicklungsstadien negativer Heliotropismus auf positiven Heliotropismus folgt (II, § 69). Mit dem Entwicklungsgang ist auch die Lichtstimmung der frei beweglichen Organismen veränderlich[1]), und durch periodische Oscillationen der Sensibilität kann sogar bei Constanz äusserer Bedingungen erreicht werden, dass abwechselnd eine negative oder positive Bewegung eintritt.

Da Schwärmzellen sich positiv oder negativ, je nach der Lichtintensität bewegen, müsste bei einer specifischen mittleren Intensität der einseitigen Beleuchtung ein Indifferentismus eintreten, wenn nicht die Sensibilität dieser Organismen stetigen periodischen Wallungen unterworfen wäre. Thatsächlich stellen sich bei solcher mittlerer Lichtintensität die Schwärmer derselben Art theils positiv, theils negativ phototactisch, weil die Empfindlichkeit individuell verschieden ist, zugleich aber spricht sich der periodische Wechsel der Licht-

1) Vgl. hierüber Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 38.

stimmung darin aus, dass trotz constanter äusserer Bedingungen Schwärmzellen vom positiven zum negativen Rand des Wassertropfens eilen, und umgekehrt [1]. Dieser Wechsel der Sensibilität geht verschieden schnell, doch zum Theil sehr schnell vor sich, da Strasburger manche Schwärmer von Ulothrix zonata sogleich nach ihrer Ankunft an dem beleuchteten Rand des Wassertropfens, ja zuweilen vor Erreichung dieses umwenden sah, um darauf wieder baldigst eine positive Bewegung zu beginnen. Ferner schwankt nach Stahl [2]) die Sensibilität in Closterium moniliferum derart, dass in Intervallen von 6—35 Minuten bald die Spitze der jüngeren, bald die der älteren Hälfte dem Lichte zugewandt wird, während die anderen beobachteten Desmidiaceen solche Wendungen um 180 Grad nicht ausführen und bei Pleurotaenium spec. nach Stahl, bei Penium curtum nach Braun [3]) die leicht kenntliche jüngere Hälfte lichtwärts gewandt ist. Ein derartiger periodischer Uebergang des positiven in den negativen Pol ist für heliotropische oder geotropische Bewegungen nicht bekannt, immerhin wenigstens kann eine solche Umwendung im Entwicklungsgang eintreten, und wie zuvor positiv heliotropische Organe weiterhin negativ heliotropisch werden, sind einige Beispiele bekannt, in denen unter Uebergang in einen beblätterten Spross die Producte der fortbildenden Thätigkeit der früheren Wurzelspitze ein negativ geotropisches Gebilde liefern (II, p. 169).

Neben phototactischer Wirkung kann Licht, so gut wie neben heliotropischer Wirkung, noch andern, z. B. phototonischen Einfluss haben. Bis dahin ist Dunkelstarre für Schwärmzellen, Desmidiaceen u. s. w. nicht gerade bekannt, doch setzt gesteigerte Lichtintensität endlich, wie dem Leben, auch der Bewegungsfähigkeit eine Grenze (II, § 96). Dem phototonischen Einfluss vergleichbar ist wohl auch, dass Oscillarieen im Dunkeln nach Famintzin [4]) sich nur langsam bewegen, während Beleuchtung auf die Bewegungsschnelligkeit von Schwärmsporen nach Nägeli [5]) und Strasburger [6]) nur wenig Einfluss hat. Doch influirt Beleuchtung vielfach auf die Bewegungsdauer von Schwärmsporen, und manche bedürfen überhaupt des Lichtes, um zur Ruhe zu kommen und nicht zu Grunde zu gehen. So fand Strasburger [7]) im Dunkeln die Schwärmsporen von Utothrix zonata noch nach 3 Tagen, von Haematococcus lacustris sogar nach 2 Wochen in Bewegung, während die Festsetzung dieser letzteren durch starke Beleuchtung derart begünstigt wird, dass die Schwärmzellen, indem sie dem Glase sich anheften, die vom Lichte abgewandte Seite des Wassertropfens nicht erreichen, wenn durch gesteigerte Lichtintensität eine negative Bewegung veranlasst wird.

---

1) Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 17 u. 38.

2) Bot. Ztg. 1880, p. 396. 3) Verjüngung in d. Natur 1851, p. 217.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 31.

5) Beiträge zur wissenschaftl. Botanik 1860, Heft 2, p. 102. — Ueber Einfluss d. Lichtes auf Geburt d. Schwärmer vgl. II, p. 284.

6) L. c., p. 27. Nach einigen Beobachtungen erzielt vielleicht Licht eine kleine Beschleunigung der Bewegung. Dass die lichtwärts steuernden Schwärmer eine geradlinigere Bahn beschreiben, als die nicht phototactisch beeinflussten Schwärmer, ist offenbar Folge der durch das Licht fixirten, andernfalls aber veränderlichen Achsenrichtung.

7) L. c., p. 27 u. 53. — Die copulirenden Schwärmzellen von Botrydium granulatum (l. c., p. 56) und die chlorophyllfreien Schwärmer von Chytridium vorax kommen auch im Dunkeln zur Ruhe.

Die Lichtstimmung, d. h. die Sensibilität der Schwärmsporen, ist von verschiedenen äusseren Umständen abhängig, offenbar auch von der während der Entwicklung der Organismen gebotenen Helligkeit. Denn Strasburger[1] fand die Schwärmer im Allgemeinen auf um so höhere Lichtgrade gestimmt, je näher dem Fenster die Culturen gestanden hatten, so dass in schwächerer Beleuchtung erzogene Schwärmer schon bei einer Lichtintensität sich negativ phototactisch erwiesen, in der die in stärkerer Beleuchtung erzogenen sich positiv phototactisch verhielten.

Ferner influirt die Temperatur auf die Lichtstimmung, die nach Strasburger[2] im Allgemeinen mit der Temperatur (so lange das Optimum dieser nicht erreicht ist) gesteigert wird, so dass mit Erhöhung der Wärme Schwärmer vom negativen Rand nach dem positiven Tropfenrand getrieben werden können, wenn keine zu sehr dominirende phototactische Wirkung im Spiel ist. Auch scheinen die in niederer Temperatur erzogenen Schwärmer diesen äusseren Verhältnissen in der Art angepasst zu sein, dass ihnen schon bei geringeren Wärmegraden eine gleiche Lichtstimmung zukommt, wie den in höherer Temperatur erwachsenen Schwärmern. Weiter mag die Temperaturschwankung als solche einen gewissen Einfluss haben, da z. B. die in positiv phototactischer Stellung gehaltenen Schwärmer bei plötzlichem Temperaturabfall vorübergehend eine rückgängige Bewegung einschlugen[3].

Von anderweitigen Beeinflussungen sei noch erwähnt, dass nach Strasburger[4] beschränkte Luftzufuhr eine höhere Lichtstimmung der Schwärmsporen erzielt.

Die Gruppirungen von Schwärmzellen unter dem Einflusse des Lichtes, die schon von Colomb (1791) und G. Olivi[5] bemerkt und weiterhin von vielen Forschern[6] beobachtet wurden, rührten wohl zumeist wesentlich von einer spezifischen Lichtwirkung her, doch wurde nicht näher der Erfolg von Wasserbewegungen beachtet, die indess in den Experimenten Stahl's und Strasburger's berücksichtigt sind, an welche wir uns demgemäss halten müssen. Dass in der That schon die geringe Erwärmung bei gewöhnlicher Beleuchtung Wasserbewegungen erzielen kann, welche zur bestimmten Gruppirung an sich unbeweglicher Körperchen ausreicht, hat Sachs[9] gezeigt, indem er Oeltröpfchen in eine Mischung von Alkohol und Wasser brachte, deren spezifisches Gewicht von dem des Oels nur wenig differirte. Indess kommt nach Strasburger entgegen solchen schwachen Wasserströmungen die phototactische Gruppirung von Schwärmsporen sowohl in grösseren Wassermengen, als auch in dem in einer Feuchtkammer gehaltenen Wassertropfen zu Wege. Denn dass die phototactischen Bewegungen entscheidend sind, geht daraus hervor, dass die bezüglichen Gruppirungen todte Schwärmer nicht annehmen, gleichzeitig verschiedene Schwärmer in demselben Wassertropfen positive und negative Bewegungen ausführen und beigemischte, nicht lichtempfindliche Schwärmer von Saprolegnia sich unregelmässig in dem Tropfen vertheilen, während lichtempfindliche Schwärmer sich negativ oder positiv phototactisch gruppiren[10].

Nach den sicher bekannten Thatsachen sind die meisten chlorophyllführenden Schwärmsporen, ebenso die Colonien von Volvocinieen u. s. w., natürlich in specifisch ungleichem

---

1) L. c., p. 39. 2) L. c., p. 56.

3) Strasburger, l. c., p. 59. 4) L. c., p. 66.

5) Usteri, Annal. d. Botanik 1793, Stück 6, p. 30. Hier ist Colomb citirt.

6) Die Literatur ist verzeichnet bei Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen, 1878.

7) Bot. Ztg. 1878, p. 715. 8) L. c. 9) Flora 1876, p. 241.

10) Strasburger, l. c., p. 6—8.

Grade, phototactisch, so die Schwärmsporen von Haematococcus lacustris, Ulothrix zonata, Ulva enteromorpha, Bryopsis plumosa, Scytosiphon lomentarium [1]. Diese Phototaxis findet sich also sowohl bei Süsswasser- als Meeresalgen, ist indess nicht ausnahmslos, da sie den Schwärmsporen von Vaucheria [2] abgeht; ebenso nach Strasburger den kleinen gelblichen Zoosporen von Bryopsis plumosa, nicht aber den grossen grünlichen Zoosporen dieser Pflanze, und nach Thuret würden auch die Schwärmer von Codium tomentosum und Ectocarpus firmus kaum phototactisch sein. An den Chlorophyllgehalt ist die Lichtempfindlichkeit nicht gekettet, denn die farblosen Schwärmer von Chytridium vorax und Polyphagus Euglenae [3] sind phototactisch, und offenbar nützt es diesen Parasiten, dass sie nach denselben Orten hin sich bewegen, nach denen die von ihnen befallenen Algen streben. Andere chlorophyllfreie Zoosporen, wie die von Saprolegnia sind nicht phototactisch und ein solches indifferentes Verhalten gegenüber einseitigem Licht scheint bei chlorophyllfreien Zoosporen, Monaden u. s. w. verbreiteter zu sein [4]. Hinwiederum sind nach Thuret [5] die Spermatozoiden der Fucaceen, und nach Cohn [6] die von Sphaeroplea annulina phototactisch.

Alle diese Schwärmzellen dürften wohl, je nach der Intensität des Lichtes, positiv oder negativ phototactische Bewegungen ausführen. Die Schwärmer von Botrydium granulatum fand Strasburger l. c. p. 26) allerdings immer nur am Lichtrand des Tropfens, doch mögen hier auf besonders hohe Lichtintensität gestimmte Individuen vorgelegen haben, da Stahl (l. c.) diese Schwärmer leicht zu negativ phototactischer Bewegung veranlassen konnte. Hiernach dürfte auch die nur positiv phototactische Bewegung zu beurtheilen sein, welche Strasburger (l. c., p. 26) an der zu den Flagellaten gehörigen Chilomonas curvata beobachtete.

Die phototactische Stellung der sensibleren Schwärmer kann in einem Wassertropfen schon in $1\frac{1}{2}$ bis 2 Minuten erreicht sein, doch lässt sich eine Nachwirkung auch an diesen erkennen [7].

Farbiges Licht. Die hauptsächlichste phototactische Wirkung kommt nach den Experimenten hinter farbigen Lösungen und im prismatischen Spectrum den stärker brechbaren Strahlen zu und fällt nach Strasburger [8] in die indigofarbige Zone des Spectrums. Es besteht also in dieser Hinsicht eine wesentliche Uebereinstimmung mit den heliotropischen Bewegungen (II § 70), doch konnte Strasburger durch die schwächer brechbare Spectralhälfte keine Effecte erzielen. Immerhin war in dieser minder brechbaren Spectralhälfte, hinter Lösung von Kalibichromat, eine zitternde Bewegung der Schwärmer von Haematococcus lacustris kenntlich, die hinter Rubinglas, durch welches nur Roth und Orange passirten, fehlte.

Hinsichtlich der Lichtwirkung sind hier, analog wie beim Heliotropismus, Sensibilität und die ausgelösten, zur Erlangung der entsprechenden Achsenrichtung dienenden Mittel zu unterscheiden. Ueber letztere ist noch nichts sicheres bekannt, und dass ausserdem auch noch ungewiss ist, in welcher Weise in Desmidiaceen, Diatomeen die Bewegungskraft gewonnen wird, ist schon früher mitgetheilt. Ebenso ist noch keine der die nächste Lichtwirkung betreffenden Fragen gelöst, und so muss es auch fraglich bleiben, ob vielleicht nur ein bestimmter Körpertheil, etwa der Keimfleck der Schwärmer, sensibel ist [9]. Wie beim Heliotropismus ist es noch unsicher, ob die sensiblen Organe durch einen Helligkeitsunterschied oder durch einen bestimmten Strahlengang im Körper gereizt werden. Diese

---

1) Strasburger, l. c., p. 9. — Nach Woronin (Bot. Ztg. 1880, p. 629) sind auch die mit einer Wimper versehenen Schwärmer von Chromophyton Rosanoffii phototactisch.

2) Thuret, Annal. d. scienc. naturell. 1850, III sér., Bd. 14, p. 246; Strasburger, l. c., p. 42. Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 148) bezeichnet die Zoosporen von Vaucheria clavata als lichtempfindlich.

3) Strasburger, l. c., p. 18.

4) Strasburger, l. c., p. 18; Cohn, Bot. Ztg. 1867, p. 171.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1854, IV sér., Bd. 2, p. 210.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1856, IV sér., Bd. 5, p. 201.

7) Strasburger, l. c., p. 17.

8) L. c., p. 44. Vgl. auch Cohn, Bot. Ztg. 1867, p. 171.

9) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 31, nimmt eine Wirkung des Lichtes auf die Wimpern an.

Frage entscheiden auch Strasburger's[1]) Experimente nicht, in denen durch ein mit Huminlösung gefülltes Prisma Strahlen senkrecht gegen einen Wassertropfen gelenkt und so in diesem eine z. B. vom rechten zum linken Rand abnehmende Helligkeit hergestellt wurde. Diese abgestufte Helligkeit muss nothwendig eine andere Achsenrichtung und damit eine andere Bewegungsrichtung erzielen, als ein vom rechten zum linken Rand den Wassertropfen durchsetzender Lichtstrahl. Denn wenn diesem parallel die Achse der Schwärmsporen gerichtet ist, wird deren Spitze, der Keimfleck, symmetrisch beleuchtet, diese Gleichgewichtsbedingung besteht aber nicht mehr, sobald das senkrecht auf den Wassertropfen treffende, durch das Prisma gegangene Licht gegen die so orientirte Schwärmspore gelenkt wird. Die eine Flanke letzterer ist jetzt vielmehr stärker beleuchtet, und symmetrische Beleuchtung, also Gleichgewichtslage wird erreicht sein, wenn die Achse der Schwärmsporen mit der Richtung des an Intensität vom rechten zum linken Rand abnehmenden Lichtes einen spitzen Winkel bildet. Die empirischen Erfahrungen werden voraussichtlich auch lehren, dass dem entsprechend die Schwärmsporen sich bewegen.

Einfluss anderer äusserer Einwirkungen.

§ 79. Zu der Temperatur stehen die Bewegungen der Schwärmzellen, Desmidiaceae, Oscillarieae, Diatomeae in einem analogen Abhängigkeitsverhältniss, wie andere Wachsthums- und Bewegungsvorgänge. Es genügt deshalb ein nur kurzer Hinweis auf einige Facta um so mehr, als namentlich die Lage des Optimums noch nicht näher studirt ist. Vielfach, so bei Vaucheria clavata[2]), Ulothrix[3]), Haematococcus lacustris[4]), bewegen sich die Schwärmer noch in Wasser von 0° C., und im Meereswasser an der Küste von Spitzbergen müssen Bewegungen von Algenschwärmern in dem auf 1,5—1,8° C. unter Null abgekühlten Wasser stattfinden[5]); Botrydiumschwärmer werden dagegen nach Strasburger bei 6° starr. Das Optimum der Schwärmer von Haematococcus lacustris liegt nach Strasburger zwischen 30—40° C., das Maximum um 50° C.[6]).

Einige Angaben über Samenfäden sind bei Hofmeister (l. c. p. 33), über Oscillarieen bei Meyen (Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 565) zu finden.

Mechanische Erschütterungen können nach Strasburger[7]) die Bewegungen der Schwärmer, und ebenso nach Engelmann[8]) die Fähigkeit der Diatomeen und Oscillarieen, an ihrer Oberfläche Körnchen fortzuschieben, vorübergehend hemmen. Solches bewirken nach Engelmann in diesen letztgenannten Organismen auch elektrische Entladungen, welche ebenfalls die Bewegungen der Schwärmer von Vaucheria nach Unger[9]) aufheben. Ohne noch weiter die Wirkung anderer chemischer Agentien zu beleuchten, sei nur noch bemerkt, dass

---

1) L. c., p. 35.
2) Unger, Die Pflanzen im Momente d. Thierwerdung 1843, p. 57.
3) Dodel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1876, Bd. 10, p. 484.
4) Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 62.
5) Nach Kjellmann, Bot. Ztg. 1875, p. 771.
6) Einige weitere Angaben bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 47.
7) L. c., p. 6. 8) Bot. Ztg. 1879, p. 55, Anmerkung.
9) L. c., p. 67. — Ueber den Einfluss von Elektrizität auf die Wimperbewegung animalischer Organismen vgl. Engelmann, in Hermann's Handbuch d. Physiologie 1879, Bd. I, p. 403.

Chloroform die Bewegung der Schwärmsporen sistirt[1]. Dass auch ohne Sauerstoff Spaltpilze in gährenden Flüssigkeiten sich bewegen, ist früher (I, p. 381) mitgetheilt.

Bedeutungsvoll für die Schnelligkeit der Bewegung ist der Gehalt des Wassers an löslichen Stoffen, welche durch Entreissung des Imbibitionswassers, nöthigenfalls durch Erzielung eines zähflüssigeren Mediums oder durch spezifische Wirkungen auf den Organismus die Bewegungen beeinflussen. Die Verlangsamung der Bewegungen in genügend concentrirten Lösungen ist unschwer zu constatiren; ob unter Umständen bei einem gewissen Salzgehalt ein Optimum[2] der Bewegungsschnelligkeit erreicht wird, ist fraglich. In dieser Richtung kann die Tödtung von Schwärmern bei plötzlichem Einbringen in destillirtes Wasser[3] kein Argument abgeben, da hier wohl der schnelle Wechsel nachtheilig wird. Einen Einfluss auf die Lichtstimmung hat ein allmählicher Ersatz des Flusswassers durch destillirtes Wasser nach Strasburger nicht, während jene nach Famintzin[4] modificirt war, je nachdem Chlamydomonas und Euglena in dem Wasser der Newa oder einer Pfütze gehalten wurden.

Die aus dem Halse des Archegoniums austretenden Stoffe dürften während ihrer Verbreitung im Wasser die Richtung der Spermatozoiden herbeiführen, welche diese vermöge ihrer Eigenbewegung in den Hals des Archegoniums steuern macht. So wenigstens muss es nach den Beobachtungen Strasburger's[5] bei Farnkräutern sein, womit nicht ausgeschlossen ist, dass in andern Fällen noch besondere Reizwirkungen die Direktion der Samenfäden bestimmen. In die Archegonien der Farnprothallien werden nämlich auch Samenfäden von Marchantia, Zoosporen von Achlya und Vibrionen in analoger Weise geführt, und der aus Samenschnitten von Linum usitatissimum, Cydonia u. s. w. sich im Wasser verbreitende Schleim wirkt ähnlich auf die Spermatozoiden, wie die aus dem Archegoniumhals hervortretenden Schleimmassen. In dem Schleim werden die Windungen der Samenfäden der Farne steiler und ihre Bewegungen verlangsamt, während sie, offenbar durch die Verbreitung, resp. ungleiche Vertheilung des Schleims im Wasser, eine bestimmte Achsenstellung und damit eine bestimmte Bewegungsrichtung annehmen. Diese führt sie dann in den Archegoniumhals, nicht aber irgend eine anziehende Kraft oder eine Wasserströmung, da Carminkörperchen und andre nicht mit Eigenbewegung begabte Körper in der Schleimmasse nicht in Bewegung gesetzt werden.

Abschnitt II. **Protoplasmabewegungen.**

§ 80. In dem Getriebe jedes lebensthätigen Organismus, also auch im Protoplasmakörper, sind mit den Umlagerungen Bewegungen unablässig thätig, die freilich nicht alle zu directer Wahrnehmung gelangen müssen. Doch auch diese lehrt, dass Ortsbewegungen im Innern und Gestaltänderungen im thätigen Protoplasmaorganismus nie ruhen und somit das augenblickliche Bild schneller oder langsamer einer anderen Constellation Platz macht.

Die Bewegungen selbst sind Symptome der Thätigkeit im Protoplasmaorganismus, und nach Aufhellung der bewirkenden Ursachen muss die Wissen-

---

1) Vgl. über thierische Organismen Rossbach, Die rhythmischen Bewegungserscheinungen d. einfachsten Organismen, 1872; Separatabz. aus Verhandlg. d. Würzburg. phys.-med. Ges., N. F., Bd. 2.

2) Vgl. Engelmann, l. c., p. 397.

3) Strasburger, l. c., p. 66.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 23.

5) Bot. Ztg. 1868, p. 822; Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 402.

schaft in analogem Sinne streben, wie hinsichtlich der autonomen oder durch Reiz veranlassten Bewegungen von Blattorganen. Wenn in den zu letzteren Bewegungen führenden Zellmechanismus wenigstens einige Einsicht gewonnen wurde, so sind wir doch weit entfernt, aus der Thätigkeit und der Wechselwirkung der Körpertheile des Protoplasmaorganismus das in den Locomotionen uns entgegentretende factische Geschehen zu erklären, und wenn auch Schritt für Schritt es gelingen wird, Functionen auf bewirkende Ursachen zurückzuführen, so dürfen wir uns doch nicht der Hoffnung hingeben, den dunklen Schleier gänzlich gelüftet zu sehen, der über dem Zusammenwirken des Gesammtgetriebes dieser Elementarorganismen ruht, mit denen das Leben seinen Anfang und sein Ende findet.

Wie heute die Sachen liegen, kennen wir wohl Bewegungen des Protoplasmas, ihre Abhängigkeit von gewissen äusseren Eingriffen, sowie einige durch jene erzielte Erfolge, und während in dieser Hinsicht die Protoplasmabewegungen hier behandelt werden, haben wir keine Veranlassung, auf die mannigfachen formalen Gestaltungen einzugehen, die einer physiologischen Erklärung nicht zugänglich sind. Somit haben wir auch nicht die Bewegungen zu verfolgen, die Hand in Hand mit der Zelltheilung oder anderen, für die Pflanze bedeutungsvollen Functionen sich abspielen und in ihrer mannigfaltigen Gestaltung einen wunderbaren Complex von Ursachen vermuthen lassen. Freilich auch die schneller strömenden oder formändernden Bewegungen im Protoplasma vermögen wir nicht einmal auf die nächsten mechanischen Ursachen befriedigend zurückführen.

Sowohl in den schnelleren als auch in den langsameren Bewegungen werden entweder Ortsbewegungen im Innern oder gestaltliche Aenderungen des Protoplasmakörpers erzielt. Beide stehen wohl in einem gewissen Connex, doch existirt kein derartiges Abhängigkeitsverhältniss, dass einer lebhaften Strömungsbewegung im Innern des Körpers eine lebhafte Gestaltänderung der Umrisse dieses entspricht, und umgekehrt. Schnellere Gestaltänderungen des Körpers der Protoplasmaorganismen, wie sie den Schwärmzellen und Plasmodien der Myxomyceten zukommen, können in üblicher Weise amöboide Bewegungen, strömende Bewegungen im Innern des Körpers, Strömungsbewegungen genannt werden, ferner kann man noch von Glitschbewegungen sprechen, wenn im Protoplasmakörper einzelne Massen hin- und hergleiten, und Molecularbewegungen oder Tanzbewegungen, die der Brownschen Körnchenbewegung ähnlichen Locomotionen kleiner Theilchen nennen[1]. Uebrigens sind diese Bewegungsformen durch Uebergänge verkettet, und habituell gleichen Bewegungserscheinungen muss natürlich nicht nothwendig dieselbe Ursache zu Grunde liegen. Es ist dieses auch hinsichtlich der pulsirenden Vacuolen zu beobachten, von denen weiterhin (II, § 84) die Rede sein wird.

---

1) Vgl. Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 1, p. 49, u. Beiträge zur wissenschaftl. Botanik 1860, Heft 2, p. 10 u. 84. Den Uebergang von Strömungsbewegungen in Glitschbewegungen und umgekehrt hat Velten (Bot. Ztg. 1872, p. 651) näher beschrieben. Dass in Molecularbewegung befindliche Körper wieder in Strömungsbewegungen gezogen werden, beobachtete schon Meyen (Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 252). Vgl. auch Nägeli, 1860, l. c., p. 87. — Ueber Molecularbewegung vgl. ferner Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 7. Juni 1879, p. 414.

Alle diese Bewegungen sind in spezifisch ungleichem Maasse in gegebenen Organismen thätig, doch ist die Schnelligkeit der Ausführung allein kein Maassstab für eine aussergewöhnlich energische Lebensthätigkeit der Zelle. Denn wo solche nachweislich ausgiebig thätig ist, können Strömungsbewegungen relativ langsam sein, und sehr auffällige amöboide Bewegungen kommen überhaupt nur gewissen der zeitweise als Primordialzellen lebenden Organismen zu. Uebrigens fehlen den amöboiden Bewegungen entsprechende, wenn auch oft langsame Gestaltänderungen den in Zellhaut eingesperrten Protoplasmaorganismen nicht. die natürlich nur gegen den Zellsaft hin Protuberanzen u. s. w. hervortreiben und einziehen können (vgl. II, § 75).

In dem ohnehin sichtbar gegliederten Protoplasmaorganismus sind auch für das bewaffnete Auge nicht deutlich abgegrenzte Theile ungleichwerthig, wie sich in den Strömungsbewegungen ausspricht. Denn nicht selten befinden sich Protoplasmamassen, so häufig chlorophyllführende Schichten in relativer Ruhe gegenüber lebhaft strömenden Partien. In diesen selbst können Massen zeitweise in relative Ruhe treten, und auch die ruhenden Chlorophyllschichten werden unter Umständen, insbesondere durch manche äussere Eingriffe, in strömende Bewegung gerissen. Die Constellation der aufbauenden Theile, aus deren Befähigungen und Wechselwirkungen die Leistungen des Ganzen entspringen, ist in stetigem Wechsel begriffen, es ist so zu sagen der Protoplasmakörper ein Organismus, dessen für die Function maassgebende Organe stetigen Veränderungen unterworfen sind. Einige Organe, wie der Zellkern und die Chlorophyllkörner, erhalten sich freilich als differenzirte Glieder, in denen aber nicht minder, so ausgesprochen im Zellkern, Veränderungen unablässig thätig sind, und unter Umständen können die Chlorophyllkörper in dem Protoplasmakörper sich vertheilen, aus dem sie einst als Glieder differenzirt wurden. Die Schwierigkeit, die jeweilige Function der einzelnen Theile des Ganzen zu erkennen, wächst mit mangelhafter Differenzirung und Veränderlichkeit der Organen vergleichbaren Theile. Dass aber wenigstens Arbeitstheilung und functionelle Ungleichwerthigkeit im Protoplasmaorganismus besteht, davon geben u. a. die besonderen Functionen der Chlorophyllkörper und die diosmotisch bestimmende Plasmamembran Kenntniss. In allen Fällen aber wolle man nicht vergessen, dass selbst die homogener aussehenden Protoplasmamassen als ein gegliederter Mikrokosmus anzusehen sind, der thatsächlich eine merkliche, jedoch veränderliche Structur mit optischen Hülfsmitteln erkennen lässt.

Näheres über Protoplasmaströmungen.

§ 81. Schnellere Bewegungen im Innern des Protoplasmakörpers werden durch das Fortrücken sichtbarer Körperchen unmittelbar bemerklich, auf Ziel und Richtung langsamerer Bewegungen erlauben auch nicht selten bestimmte Gruppirungen im Protoplasma zu schliessen. Die mannigfachen Bewegungen werden im Allgemeinen in sich selbst zurücklaufenden Bahnen von statten gehen oder zu einer Ansammlung, resp. einem Auseinanderwandern der bewegten Massen führen. Centripetale wie centrifugale Bewegungen müssen nothwendig in den allmählichen Gestaltungen innerhalb des Protoplasmakörpers in vielfacher Weise thätig sein, um z. B. das zum Aufbau von Chloro-

phyllkörnern, Sporen u. s. w. dienende Material zusammenzuführen oder um Körper im Protoplasma zu vertheilen, und beispielsweise bietet das Auseinanderweichen der Zellkerne in der Zelltheilung ein sichtbares Beispiel centrifugaler Bewegung.

Schnellere Protoplasmaströmungen vollziehen sich insbesondere in zurücklaufenden Bahnen, und je nachdem nur im Wandprotoplasma ein Strom den Zellsaft umkreist oder in den Zellraum durchsetzenden Strängen und Bändern ein Stromnetz gegeben ist, pflegt man Rotation und Circulation zu unterscheiden [1]). Beide sind selbstverständlich durch Bindeglieder verknüpft und können in einander übergehen, ebenso werden bei der stetigen Veränderlichkeit im Protoplasma die Bahnen häufig modificirt und Bewegungsrichtungen geändert. Doch es ist hier nicht der Ort, um die habituelle Gestaltung der Strömungsbewegungen zu schildern und auszuführen, wie gelegentlich Protoplasmamassen in Glitschbewegungen gerathen, um ferner wieder in Strömungsbewegung gerissen zu werden, wie weiter auch centrifugale und centripetale Strömungsbewegungen auftreten, und z. B. in den Plasmodien der Myxomyceten nicht selten in ausgezeichneter Weise entwickelt sind.

Bei genügender Vergrösserung betrachtet, dürfte wohl jede Zelle eine direct merkliche Strömungsbewegung in irgend einer Phase ihres Lebens besitzen [2]), die aber spezifisch ungleiche Schnelligkeit erreicht. In den von Hofmeister [3]) zusammengestellten Beispielen wurde die grösste Strömungsgeschwindigkeit im Plasmodium von Didymium serpula mit 10mm in der Minute beobachtet, während die bekanntlich schon relativ sehr schnelle Strömung im Protoplasma der Blattzellen von Vallisneria spiralis nur 1,56 mm erreicht, eine Geschwindigkeit, mit der sich die Spitze eines 15 mm langen Stundenzeigers bewegt.

Das Maximum erlangt die Strömungsbewegung, welche also eine grosse Periode durchläuft, in irgend einer Entwicklungsstufe [4]), die entweder in noch wachsenden oder auch in schon ausgewachsenen Zellen eintritt. Vielfach beginnt merkliche Strömungsbewegung erst mit Auftreten des Zellsaftes, doch ist sie an Existenz dieses nicht allgemein gekettet, wie u. a. die Plasmodien der Myxomyceten lehren.

Je nach der Gestaltung des Protoplasmakörpers stellt sich Circulation oder Rotation ein, und letztere folgt nicht selten auf erstere, wenn unter Einziehung der den Zellsaft durchsetzenden Stränge weiterhin nur Wandprotoplasma in der Zelle bleibt. In der Rotation umkreist sehr häufig den Zellsaft nur ein Strom, in welchem die aufsteigende und absteigende Bahn durch eine Schicht relativ ruhenden, übrigens ausserdem nicht gegen den übrigen Körper abgegrenzten

---

1) Näheres über Gestaltung und Verbreitung dieser Strömungen, sowie Historisches über deren Entdeckung bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 34; Velten, Bot. Ztg. 1872, p. 652, und in anderen weiterhin citirten Schriften.

2) Ueber Einfluss der Präparationsmethode vgl. § 82 u. 83.

3) Pflanzenzelle 1867, p. 48. Weitere Beispiele sind hier nachzusehen.

4) Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 61 ff.; Vesque-Püttlingen, Bot. Ztg. 1876, p. 574 Vgl. auch A. Braun, Bericht über d. Verhandlg. d. Berlin. Akad. 1852, p. 214. — In wie weit hierbei treibende Kräfte und Consistenz des Protoplasmakörpers u. s. w. als bestimmende Factoren mitwirken, ist nicht untersucht.

Protoplasmas getrennt erscheint, doch können sich auch einige in sich zurücklaufende Strombahnen ausbilden[1]. Wie Nägeli[2] betonte, pflegt die Rotationsbahn nach einer der Längsachse der Zellen parallelen Richtung zu streben, und Abweichungen würden durch diesem Streben entgegenwirkende Umstände erzielt werden[3]. Die Ursache dieses Strebens möchte Velten[4] darin finden, dass der besagte Weg die Bahn des geringsten Widerstandes vorstellt. Beachtenswerth ist jedenfalls, dass ähnlich gestaltete Zellen zumeist auch ähnliche Strombahnen aufzuweisen haben und, obiger Regel entsprechend, die Rotationsbahnen benachbarter, verschieden geformter Zellen sich schneiden, so dass u. a. in den scheibenförmigen Zellen der Internodien von Chara die längste Strombahn senkrecht gegen die Längsachse, in den Internodialzellen parallel (zumeist freilich schraubig) der Längsachse der Pflanze gerichtet ist. Wenn so in der Gestalt der Zelle eine richtende Ursache zu liegen scheint, so dürften doch auch die Wechselbeziehungen der Glieder des Ganzen einen, und in gegebenen Fällen vielleicht einen entscheidenden Einfluss auf die Strombahn haben; einige hierauf hinweisende Beobachtungen bedürfen indess kritischer Prüfung[5].

Ohne störende Eingriffe wird in manchen Pflanzen die Bahn einer ausgesprochenen Rotationsströmung einigermaassen eingehalten, insbesondere bei Chara, in der die den aufsteigenden und absteigenden Strom trennende Zone von relativ ruhendem Protoplasma durch Mangel an Chlorophyll ausgezeichnet ist. In anderen Fällen treten Umsetzungen in der Bewegungsrichtung ein, die bei Circulation und desgleichen in den centripetalen und centrifugalen Strömungsbewegungen der Plasmodien der Myxomyceten Regel werden. In letzteren fand u. a. de Bary[6] zuweilen Umwendungen der Bewegung schon in Intervallen von weniger als 1 Minute oder auch erst nach viel längerer Zeit. Ebenso pflegt in den Staubfadenhaaren von Tradescantia die Strömung nicht selten umzusetzen[7]. Uebrigens können sich schon in dünnen Protoplasmasträngen gleichzeitig Körnchen nach entgegengesetzter Richtung bewegen[8].

Im Protoplasmakörper sind nicht alle Theile in strömender Bewegung, und nicht alle bewegten Theile bleiben dauernd in Strömung. Es ist ja schon erwähnt, dass schnell bewegte Massen zeitweise in Ruhe treten, und selbst das zuweilen relativ mächtige Hyaloplasma eines Plasmodiumstranges kann unter Verwandlung in Körnerplasma (vgl. I, § 7) wieder in die Strömungsbewegung

---

1) Nägeli, l. c., p. 61.

2) L. c., p. 62. Hier wurde dieser Ausspruch im Allgemeinen gethan. Bezügliche Beobachtungen finden sich schon bei Agardh (1827, cit. bei Braun, p. 227) und A. Braun (l. c., p. 231). — Nach Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 36) spricht sich dieselbe Tendenz bei Circulation in den Wandungsströmen aus.

3) So würde auch die schraubige Richtung der Strombahn in den Internodien von Chara aufzufassen sein, die sich mit der Torsion der Internodien einstellt (A. Braun, l. c., p. 225). Andere Beispiele für z. Th. ausnahmsweise eintretende schraubige Strömungsrichtungen bei Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 236; Velten, Flora 1873, p. 85. Vgl. auch Unger, Anatomie 1855, p. 275.

4) Flora 1873, p. 86.

5) Vgl. A. Braun, l. c., p. 231, für Chara; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 40, für Ceratophyllum und Hydrocharis.

6) Die Mycetozoen 1864, p. 43. 7) Vgl. Hofmeister, l. c., p. 38.

8) Lit. vgl. Hofmeister, l. c., p. 17 u. 36.

hineingezogen werden [1]) Nur um relative Ruhe handelt es sich aber überall im Körper des lebensthätigen Protoplasmas, und die Einziehung der Plasmodienstränge lehrt unmittelbar, dass beweglich auch die Schichten sind, welche eine Hülle um den inneren, lebhaft strömenden Theil des Protoplasmas der Stränge bilden. Oefters wohl scheint die peripherische Umgrenzung des Protoplasmas gegenüber der strömenden Bewegung des Innern in relativer Ruhe sich zu befinden, allgemein aber gilt dieses nicht, und die physikalischen Eigenschaften der bildsamen Plasmamembran bieten kein Hinderniss für die Fortbewegung der diese constituirenden Micellen (vgl. I, § 7). In der That werden nicht selten Körnchen, die gegen den Zellsaft hin in die äusserste Schicht des Protoplasmas gerückt sind, augenscheinlich auch solche, die im Zellsaft liegen und nur dem Hyaloplasmahäutchen adhäriren, im Sinne der strömenden Bewegungen fortgeführt [2]). In anderen Fällen, wie schon für Myxomyceten erwähnt, bewahrt die peripherische Umkleidung eine relative Ruhe, und davon gibt auch Kenntniss die Chlorophyllschicht in den Internodienzellen von Chara, welche in ihrer Lage verharrt, während der hier schnelle Rotationsstrom an derselben vorbeizieht. Vielleicht fehlen Strömungsbewegungen, schon der Adhäsion halber, der Regel nach in dem der Zellwand angepressten Hyaloplasmahäutchen. Nach dem Gesagten ist es auch verständlich, dass die schnellste Fortbewegung durchaus nicht immer in der Mitte eines Protoplasmastranges oder einer Protoplasmaschicht gefunden wird [3]).

An einer relativ ruhenden Schicht finden die nach Fortbewegung strebenden Massen einen Stützpunkt, welcher durch die Zellhaut dem eingeschlossenen Protoplasmakörper, durch das Substrat den Myxomyceten gewährt wird. Die letzteren zeigen, dass auch auf dem Substrate hin sich die peripherische Schicht zu schieben vermag, doch ist fraglich, ob analoge Kriechbewegungen in dem der Zellhaut anliegenden Hyaloplasmahäutchen sich abspielen [4]). Als Stützpunkt der fortbewegenden Kraft dient aber nicht der Zellsaft, da dieser nach Velten [5]), wie die darin befindlichen Körnchen lehren, in eine mit dem rotirenden Protoplasma gleichsinnige Bewegung versetzt wird, während ein entgegengesetzter Impuls ertheilt werden müsste, wenn, etwa wie ein Fisch im Wasser, der Protoplasmakörper vermöge des Widerstandes des Wassers gegen eine Bewegungskraft in Rotation versetzt würde [6]).

Zunächst fassen wir nur das für die Bewegungsmechanik immer zu be-

---

1) Vgl. de Bary, Mycetozoen 1864, p. 52; Cienkowsky, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 405.

2) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 38 u. 53; de Bary, Flora 1862, p. 249; M. Schultze, Das Protoplasma d. Rhizopoden u. d. Pflanzenzellen 1863, p. 40 u. 55; Velten, Flora 1873, p. 101, u. Physikal. Beschaffenheit d. pflanzl. Protoplasmas 1876, p. 3 (Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 73, Abth. 1).

3) Vgl. u. a. Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 63; Velten, Activ oder passiv, 1876, p. 8 d. Separatabz. aus Oesterreich. Bot. Ztg., Nr. 6.

4) Da Velten (Flora 1873, p. 101) einen plasmolytisch contrahirten, einseitig der Zellwand anliegenden Protoplasmakörper ruhend fand, so waren in der peripherischen Schicht dieses keine fortschiebenden Bewegungen thätig, die ein Kugeln zu erzielen vermochten.

5) Velten, Flora 1873, p. 98. Auch Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 43. Uebrigens liegen in dieser Hinsicht einige widersprechende Angaben vor, die bei Velten mitgetheilt sind.

6) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 394.

achtende Verhältniss zwischen den bewegten innern Massen und dem an die Peripherie gelegten Stützpunkt ins Auge, doch gelten selbstverständlich dieselben Erwägungen, wenn relativ ruhende Massen im Innern des Protoplasmakörpers sich finden. Doch wenn auch, worauf wahrnehmbare Structuren hinweisen[1]), ein Balkennetz das Innere des Protoplasmakörpers durchzieht, kann dieses jedenfalls nur aus einem, leichte Verschiebung der Micellen gestattenden Materiale gebaut sein, und zweifellos bewegt sich, z. B. wenn Plasmodienstränge sich entleeren, die ganze Innenmasse fort. Das für den Augenblick oder durch Reagentien stabil fixirte Balkennetz ist wohl gewiss in dauernder Gestaltänderung im thätigen Organismus begriffen, und die bisherigen Erfahrungen entscheiden nicht, ob es selbst oder die Zwischenmasse am lebhaftesten sich fortbewegt, und ob in ihm oder in anderen Partien die active Ursache der Bewegung liegt.

Sicherlich werden in der Bewegung Stärkekörnchen, Krystalle passiv mit fortgerissen, ja es ist fraglich, ob solches nicht für alle sichtbaren Körnchen gilt. Es wird dieses erst mit näherer Einsicht in die nächsten Ursachen der Bewegungen entscheidbar sein, denn zur Zeit ist es zweifelhaft, ob die Bewegung eine Folge eines irgend wie erzielten Wasserstromes ist, oder ohne solche Ursache zu Stande kommt. Möglich auch, dass einzelne Theile im Körper, gleichsam wie freischwimmende Protoplasmaorganismen, in dem Protoplasma sich durch ihre besondere Bewegungskraft fortarbeiten. Ob dem Zellkern[2]) eine solche Befähigung zukommt, lässt sich nach den bisherigen Erfahrungen weder bejahen noch verneinen, und auch hinsichtlich der Chlorophyllkörper ist eine endgültige Entscheidung noch nicht erzielt (vgl. II, § 83). Jedenfalls nur Erfolg der passiven Fortführung ist die Rotation, in welche Körper, auch Kryställchen u. s. w., vielfach versetzt werden, z. B. wenn sie in ungleich schnell strömende Schichten hineinragen[3]), und ungleiche Hemmungen führen es auch herbei, dass passiv bewegte, übrigens unmittelbar nebeneinander liegende Körper bei verschiedener Grösse öfters mit ungleicher Schnelligkeit fortbewegt werden[4]).

Wird die Bewegung von Stärkekörnern u. s. w. ganz gehemmt, so werden Stauungen herbeigeführt, wie sie u. a. häufig in dem Winkel der Zellen von Vallisneria, Elodea da zu finden sind, wo der Protoplasmastrom von der Längswand auf die Querwand übertritt. Der gestaute nachdrängende Protoplasmastrom bringt jetzt Ausbauchungen hervor, und endlich wird dann der Ballen aus Stärkekörnchen, Clorophyllkörnern u. s. w., meist unter Vertheilung der zusammengeführten Körner, fortgerissen oder führt auch zu einer Theilung

---

1) Vgl. hierüber Schmitz, Unters. über d. Structur d. Protoplasmas, 1880, Separatabz. aus Sitzungsb. d. niederrhein. Ges. 13. Juli 1880; Fromman, Beobachtungen über Structur u. Bewegungserscheinungen d. Protoplasma, 1880; Velten, Flora 1873, p. 119.

2) Eine Eigenbewegung des Zellkerns vermuthet u. a. Hanstein, Mittheilg. über d. Bewegungserscheinungen d. Zellkerns 1870, p. 224, Separatabz. aus Sitzungsb. d. niederrhein. Gesellschaft.

3) Göppert u. Cohn, Bot. Ztg. 1849, p. 698; Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 66; Velten, Activ oder passiv 1876, p. 8, Separatabz. aus Oest. Bot. Zeitschrift, Nr. 3.

4) Vgl. z. B. M. Schultze, Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen 1863, p. 56; Nägeli, l. c., p. 56.

der Strömung, die nun den festsitzenden Ballen wie eine Insel umfliesst[1]. Die weiche Beschaffenheit des Protoplasmas bringt es mit sich, dass spezifisch schwerere Körnchen sich etwas senken und deshalb an einer horizontal liegenden Zelle, während sie die erdwärts gewandte Seite passiren, der Wandung näher gerückt werden, als auf der zenithwärts gewandten Fläche[2]. Uebrigens ist die Consistenz des Protoplasmas immerhin ein Hinderniss für Molecularbewegung (Tanzbewegung), die überall in vacuolenartigen Partien zu bemerken ist[3].

Da während lebhafter Strömung die äussern Umrisse des Protoplasmakörpers zuweilen keine merkliche Aenderung bieten, können entsprechende abwechselnde Erweiterung und Contraction der peripherischen Schicht nicht die Ursache der Strömungsbewegung sein. Allerdings werden derartige Contractionen, wo sie vorhanden, die Strömung beeinflussen, resp. erzeugen, anderseits aber kann auch, wie vorhin erwähnt, durch die mechanische Wirkung einer Strömung eine locale Volumzunahme und Volumabnahme hervorgerufen werden. Beide Verhältnisse mögen wohl in den Plasmodien der Myxomyceten in Betracht kommen, in denen bekanntlich amöboide Bewegungen ausgedehnt wirksam sind; übrigens auch dann, wenn Formänderungen zurücktreten, können dennoch lebhafte Störungen im Innern der Plasmodien fortdauern.

Dass ein nothwendiger Causalzusammenhang zwischen Strömungsbewegungen und amöboiden Bewegungen nicht besteht, geht aus dem schon Gesagten, ferner aus den Fällen hervor, in welchen lebhafte amöboide Bewegungen ohne bemerkliche Strömungsbewegungen auftreten. Das ist u. a. in den aus Sporen hervorgehenden Schwärmzellen der Myxomyceten der Fall[4], und auch in den Plasmodien dieser Organismen werden aus dickeren Hyaloplasmaschichten häufig kleine Protuberanzen, Pseudopodien, hervorgetrieben und eingezogen, ohne dass strömendes Körnerplasma in dieselben eintritt[5]. Wenn letzteres in andern Fällen als Achsencylinder in den Protuberanzen auftritt, mag wohl das active Bildungsstreben dieser das Körnerplasma gleichsam hineinsaugen, doch lässt das besonders rapide Hervorschiessen von Pseudopodien, während eine Strömung sich in einen Plasmodienstrang drängt, wohl keinen Zweifel, dass die so erzielte mechanische Druckwirkung das Hervortreiben der Protuberanzen begünstigt, resp. erzielt. Auf solche centrifugale Strömung folgt, wie schon früher erwähnt, zuweilen schon nach kurzem Intervall, eine entgegengesetzt gerichtete Strömungsbewegung, während welcher die Stränge erheblich einfallen und Protuberanzen eingezogen werden können. Bei solchem periodischen Hin- und Herwallen rückt das Plasmodium in der Richtung vor, nach welcher hin als Differenz zwischen zuführenden und abführenden Strö-

1) Vgl. Meyen, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 229; Nägeli, l. c., p. 62; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 44. — Ueber die mechan. Wirkung der Protoplasmaströme Pfeffer, Osmot. Untersuch. 1877, p. 172.

2) Nägeli, l. c., p. 67—74. Auch die Centrifugalkraft hat eine gewisse Wirkung. Vgl. II, § 82.

3) Velten, Flora 1873, p. 120. Diese Bewegungen werden natürlich durch Wasserströmungen verstärkt, die wohl in keinem thätigen Protoplasma fehlen.

4) Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 419.

5) De Bary, Mycetozoen 1864, p. 44.

mungen ein Plus herauskommt[1]. Uebrigens geschieht das Fortrücken nur mässig schnell, da es nach Hofmeister[2] bei Didymium serpula 0,4 mm, bei Stemonitis fusca 0,15 mm pro Minute betrug.

In welcher Weise active Strömungsbewegung oder in den peripherischen Schichten der Plasmodien active Contraction resp. Expansion oder auch nur veränderte Widerstandsfähigkeit gegen mechanische Stromwirkungen zusammengreifen, ist im Näheren noch nicht ermittelt. Das thatsächliche Spiel der Bewegung sagt hierüber nichts entscheidendes aus[3], denn eine rückwärts um sich greifende Wirkung wird z. B. immer erzielt, wenn eine Protuberanz erweitert wird, gleichviel ob in der Hülle oder in der Bewegungsthätigkeit des strömungsfähigen Körnerplasmas die Ursache liegt. Dass übrigens bei der Entleerung eines Plasmodiumstranges aus diesem das Körnerplasma mit einer gewissen Gewalt hervorgetrieben wird, lehren Beobachtungen de Bary's[4], in welchen beim Durchschneiden eines sich entleerenden Stranges etwas Protoplasma aus der Schnittfläche hervorgedrängt wurde, was nicht geschah, wenn derselbe Versuch während des Einströmens von Körnerplasma gemacht wurde. Die Beobachtung de Bary's (l. c. p. 50), dass durch Einwirkung einer minimalen Menge von kohlensaurem Kalium das bezügliche Plasmodiumstück anschwoll, rapid Protuberanzen hervortrieb und rückwärts um sich greifende Strömungen entstanden, findet vielleicht (doch nicht nothwendig) in der mit der Quellung verminderten Widerstandsfähigkeit der peripherischen Umkleidung seine Erklärung.

Wenn somit die Contraction der peripherischen Umkleidung an Plasmodien als Bewegungsursache eine gewisse Rolle spielen kann, so ist doch jedenfalls die Annahme irrig, dass jene die Ursache aller Strömungsbewegungen im pflanzlichen Protoplasma sei. Schon Corti (1774)[5] hat eine derartige Ansicht ausgesprochen, die theilweise von Brücke[6], welcher übrigens nicht die einzige Ursache in der Contraction der Hüllschicht suchte, ferner von Heidenhain[7], Kühne[8] u. A. vertreten wurde. Das Unzureichende dieser Ansicht haben auch de Bary[9], M. Schultze[10], Nägeli und Schwendener[11] u. A. hervorgehoben. Brücke's Annahme, die peripherische Hülle befinde sich immer in Ruhe und strömende Bewegung komme nur dem Inhalt des Protoplasmakörpers zu, ist gleichfalls nicht zutreffend.

Ein tieferer Einblick in die Ursachen der Bewegungsvorgänge im Protoplasmaorganismus ist noch nicht gewonnen, doch werden in diesem so eminent bewegungsfähigen und zu den mannigfachsten Leistungen befähigten Körper verschiedene und nicht immer gleiche Combinationen wirksam sein. Die mechanischen Mittel für Erzielung von Bewegungen werden im Allgemeinen in Zerreissung und Aggregation von Micellen, in chemischen Umwandlungen und den mit diesen Vorgängen zusammenhängenden Prozessen zu suchen sein.

In den amöboiden Bewegungen, ebenso in den Wimperbewegungen, in denen die Micellen, insoweit als es die Umrissänderungen des Körpers erfordern, Ortsverschiebungen erfahren, müssen jedenfalls Annäherungen und Entfernungen der Micellen, resp. der diese constituirenden Theile eine Rolle spielen. Mit diesem Kraftwechsel variirt voraussichtlich der Imbibitionszustand, jedoch in einem noch unbekannten Sinne, da nicht einmal bekannt ist, ob nur eine Umlagerung oder eine Aufnahme von Wasser in diesen Contractionserscheinungen eintritt.

Es fehlen auch noch die zur Aufhellung der nächsten Ursachen der Strömungsbe-

---

1) De Bary, l. c.; Kühne, Unters. über das Protoplasma 1864, p. 72.
2) Pflanzenzelle 1867, p. 23. 3) Vgl. auch de Bary, l. c., p. 48.
4) L. c., p. 48. Dahin gehören auch die schon von Corti und Meyen (Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 218) gemachten Beobachtungen, dass nach dem Durchschneiden einer Internodiumzelle von Chara durch Fortbewegung in der bisherigen Stromrichtung das Ausfliessen des Protoplasmas erreicht wird.
5) Citirt bei Göppert u. Cohn, Bot. Ztg. 1849, p. 666.
6) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1862, Bd. 46, Abth. 2, p. 36.
7) Studien d. Physiol. Instituts in Breslau 1863, II, p. 60.
8) Protoplasma 1864, p. 73 u. 91. 9) Flora 1862, p. 250.
10) Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen 1863, p. 40.
11) Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 389.

wegung nothwendigen empirischen Erfahrungen. Insbesondere ist noch unentschieden, ob die Bewegungskraft durch eine irgendwie erzeugte Wasserströmung oder durch eine active Ortsverschiebung von Theilen des Protoplasmakörpers gewonnen wird. Wenn letzteres, was ich eher glauben möchte, zutrifft, werden natürlich auch Wassertheile mit bewegt, und vielleicht wirken so oder anders erzielte Wasserbewegungen mit in der Bewegung, die jedenfalls auch passive Körper mitreisst. In welcher Weise eine entsprechende Ortsbewegung in einer supponirten activen Grundmasse des Protoplasmakörpers möglich ist, unterlasse ich hier zu discutiren, da thatsächlich unter Voraussetzung wechselnder Anziehungskraft in den Micellen oder Micellverbänden — mag nun eine Aenderung der Aggregation oder der Imbibition die Ursache sein — in mechanischer Hinsicht auf verschiedene Weise eine Strömung erreichbar ist und keine Erfahrungen einen bestimmten Modus als mit Wahrscheinlichkeit massgebend zu kennzeichnen vermögen.

Ebenso ist auf mehr als einem Wege das Zustandekommen einer Wasserbewegung möglich, in der Hofmeister's [1]) Theorie die wesentlichste Ursache der Strömungsbewegung sieht. Der Grundgedanke dieser Theorie basirt auf dem Wechsel des Imbibitionsvermögens von Protoplasmatheilen, und wenn z. B. in einer Rotationsbahn eine Steigerung des Imbibitionsvermögens fortschreitet, während die wasseranziehende Kraft in den rückwärts gelegenen Partien wieder relativ sinkt, wird eine entsprechende Wassercirculation erzielt, neben der Hofmeister noch durch die mit der Wasserabgabe verbundene Dimensionsänderung der Micellen eine active Fortbewegung dieser zu Stande kommen lässt. Indem ich auf diesen supponirten Mechanismus nicht näher eingehe, erwähne ich auch nur, dass Engelmann [2]) in activen Formänderungen der Micellen resp. Micellverbände die allgemeine mechanische Ursache von amöboiden und strömenden Bewegungen sucht. Mit Uebergehung anderweitiger Anschauungen von nur historischem Interesse sei noch bemerkt, dass Amici [3]) die Vermuthung aussprach, es möchte in elektrischen Anziehungen und Abstossungen die Bewegungsursache liegen.

Innere periodische Zustandsänderungen sind übrigens, wie die allgemeine Verbreitung autonomer Krümmungsbewegungen und Wachsthumsoscillationen lehrt, in allen Pflanzen thätig, und in letzter Instanz ist im lebenden Protoplasma die Ursache dieser autonomen periodischen Vorgänge zu suchen.

Einfluss äusserer Agentien.

§ 82. Die durch äussere Agentien im Stoffwechsel und Kraftwechsel erzielten Erfolge hängen zum guten Theil von der Sensibilität des Protoplasmakörpers und der von diesem lebendigen Organismus ausgehenden Actionen ab. Demgemäss reagirt der Protoplasmaorganismus in mannigfacher Weise auf äussere Eingriffe, und wenn derzeit die besonderen Vorgänge in demselben, welche zu den in Wachsthum, Bewegung u. s. w. uns entgegentretenden Erfolgen führen, zumeist nicht näher ermittelt sind, so lassen doch schon die direct wahrnehmbaren Veränderungen die verhältnissmässig grosse Empfindlichkeit des Protoplasmakörpers gegen äussere Agentien erkennen.

Derselben äusseren Bedingungen, welche zur Ermöglichung der Thätigkeit der Pflanze nöthig sind, bedarf natürlich im Allgemeinen auch der Protoplasmaorganismus, von dem ja überhaupt die vitale Thätigkeit der Pflanze abhängt. Es müssen demgemäss Temperatur, Feuchtigkeit, eventuell Sauerstoff, Licht

1) Flora 1865, p. 7; Pflanzenzelle 1867, p. 63.

2) Handbuch d. Physiologie v. Hermann 1879, Bd. 1, p. 374.

3) Vgl. die historische Uebersicht bei Göppert u. Cohn, Bot. Ztg. 1849, p. 666. Hinsichtlich der elektrischen Ansicht vgl. auch Velten, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1875, Bd. 73, Abth. 1, p. 343.

u. s. w. in einem richtigen Ausmaass geboten sein und wenn durch äussere Eingriffe die Pflanze getödtet wird, wurde eben das Leben der in der Zelle wohnenden Elementarorganismen vernichtet. In diesen werden amöboide und strömende Bewegungen durchgehends nur innerhalb der Grenzen gefunden, welche Wachsthums- und Bewegungsvorgänge der Pflanze gestatten, und ohne Sistirung dieser vermögen augenscheinlich manche äussere Eingriffe Strömungsbewegungen aufzuhalten.

Auf der anderen Seite treten unter Bedingungen, die mit Bezug auf Wachsthum oder Krümmungsbewegungen einen Starrezustand herbeiführen, noch gewisse Formänderungen am Protoplasma ein, die unter solchen Verhältnissen, welche mit extremer Steigerung den Tod herbeiführen, eine gewisse Uebereinstimmung bieten. Es macht sich nämlich ein Streben nach Abrundung darin geltend, dass Stränge und Bänder des in Zellhaut eingeschlossenen Protoplasmakörpers, ebenso auch der Plasmodien, theilweise oder ganz eingezogen werden. Noch weiter gesteigerte Einwirkung von niederer oder höherer Temperatur, mechanischen, elektrischen und gewissen chemischen Eingriffen erzielen nicht selten eine gewisse Zerklüftung im Protoplasma, vermöge deren einzelne Massen als abgerundete Kugeln in dem Zellsaft schwimmen. Auch diese Gestaltungen werden, sofern das Leben nicht vernichtet wird, rückgängig, und allmählich stellt sich dann die unter günstigen Bedingungen normale Gestaltung des Protoplasmakörpers wieder her.

Diese Erscheinungen sind offenbar theilweise Erfolge des physikalischen Strebens nach Kugelgestalt, welches durch die während der Thätigkeit des Organismus gewonnene Gestaltungskraft mehr oder weniger überwunden wurde, gleichviel wie diese durch besondere Actionen und micellare Aggregationen erreicht wird. Der specifischen Eigenschaften der Protoplasmaorganismen und der besonderen Wirkungen diverser Agentien halber kann es übrigens nicht Wunder nehmen, dass nicht völlig übereinstimmende Erfolge an verschiedenen Objecten oder durch verschiedene Einwirkungen herbeigeführt werden. Da diese Bewegungsursachen mit Sistirung der vollen Lebensthätigkeit eintreten, ist es verständlich, dass die fraglichen Gestaltungen bis zur Erreichung eines Gleichgewichtszustandes unter Verhältnissen (z. B. theilweise noch in sauerstofffreiem Raume) fortschreiten, unter denen sonstige Functionen erlöschen. Uebrigens vergesse man nicht, dass kugelförmige Gestaltung normalerweise nicht wenigen Organismen oder Theilen dieser zukommt.

Die besonderen, durch schnellen Wechsel äusserer Verhältnisse erzielten Erfolge hängen zum guten Theil zweifellos von der besonderen Reactionsfähigkeit des Protoplasmakörpers ab, der sich neuen Bedingungen nicht immer in Eile vortheilhaft accommodiren kann. Dieses lehrt insbesondere die durch schnelles Aufthauen erzielbare Tödtung (II, § 93—95), und auch an durch Salzlösung stark contrahirten Protoplasmakörpern lässt sich zuweilen beobachten, dass schneller Ersatz der Salzlösung durch Wasser den Tod durch Zerplatzen des Protoplasmakörpers herbeiführt, welcher bei langsamerer Expansion sich der Zellwand wieder anlegt und normal weiter functionirt. Das Wenige, was über den Erfolg schneller Schwankungen äusserer Verhältnisse auf die direct wahrnehmbaren Bewegungen des Protoplasmas bekannt ist, wird an geeigneter Stelle Erwähnung finden.

Die Bewegungen im Protoplasma führen natürlich die diesem eingebetteten Körper passiv mit fort. Vielleicht werden so auch die durch verschiedene Eingriffe herbeiführbaren Lagenänderungen der Chlorophyllkörner erzielt, die indess besser im Zusammenhang besprochen werden und demgemäss in Folgendem nur beiläufig berücksichtigt sind.

Temperatur.

Die Strömungsbewegungen im Protoplasma stehen in analogem Verhältniss zur Temperatur wie die Zuwachsbewegungen. Uebrigens rückt das Optimum augenscheinlich relativ hoch, da Nägeli[1]) fand, dass die Bewegungsschnelligkeit in Nitella syncarpa mit der Temperatur dauernd stieg und bei 37° C. plötzlich stille stand. Indess haben Beobachtungen von M. Schultze[2]), Hofmeister[3]) und namentlich von Sachs[4]) und Velten[5]) für andere Objecte ein entschiedenes Optimum ergeben, von dem aus bis zu dem mehr oder weniger unter der Tödtungstemperatur liegenden Maximum die Bewegungsschnelligkeit abnahm. Velten fand u. a. Minimum, Optimum und Maximum für Chara foetida 0° C., 38,1° C., 42,81° C., für Vallisneria spiralis 0—1° C., 38,75° C., 45° C., für Elodea canadensis 0° C., 36,25° C., 38,75° C. In den Haaren von Cucurbita pepo, Solanum lycopersicum, Tradescantia beobachtete Sachs bei 12—16° C. langsame, bei 30—40° C. lebhafte, bei 40—50° C. wieder langsamere Bewegung. Merkliche Bewegung findet sich also in gewissen Pflanzen noch bei 0° C. Bei Chara fragilis bemerkte Dutrochet[6]) noch zwischen 0—1° C. und Cohn[7]) in Nitella syncarpa noch bei — 2° C. Bewegung.

Während de Vries[8]) und ähnlich Dutrochet (l. c., p. 27), Hofmeister (l. c., p. 53), Kühne (l. c., p. 102) bei plötzlichen Temperaturschwankungen die Bewegung vorübergehend verlangsamt oder gar zum Stillstand gebracht fanden, konnte eine solche Hemmung Velten (l. c., p. 213) an den von ihm benutzten Objecten trotz plötzlicher und sehr erheblicher Temperaturschwankung nicht beobachten. Jedenfalls stellt sich aber die Protoplasmabewegung ziemlich bald auf die ihr bei der neuen Temperatur zukommende Schnelligkeit ein[9]).

Deformationen der Gestalt des Protoplasmakörpers, wie sie sich im Vereine mit dem Streben nach Abrundung ausbilden, sind, theilweise unter reichlicher Ablösung von Protoplasmamassen, sowohl bei höherer als bei niederer Tempe-

---

1) Beiträge zur wiss. Botanik 1860, Heft 2, p. 77.

2) Das Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen 1863, p. 48.

3) Pflanzenzelle 1867, p. 47 u. 53.

4) Flora 1864, p. 65. Dieser tauchte die Objecte in Wasser.

5) Flora 1876, p. 177. Während der Beobachtung befanden sich die Objecte in Wasser, dessen Temperatur geändert wurde. Ueber Beobachtungsmethoden in verschiedener Temperatur vgl. II, p. 125. — Einige Beobachtungen an Plasmodien von Myxomyceten bei Kühne, Untersuch. über d. Protoplasma 1864, p. 47 u. 53.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1838, II sér., Bd. 9, p. 24. Nach diesem beobachtete auch schon Corti, dass in Chara mit Erhöhung der Temperatur die Bewegungsschnelligkeit wächst.

7) Bot. Ztg. 1871, p. 723.

8) Matériaux p. l. connaissance de l'influence d. l. température sur l. plantes 1870, p. 8, Separatabz. aus Archiv. Néerlandaises, Bd. 5.

9) Vgl. auch Nägeli, l. c., p. 77.

ratur mehrfach beobachtet worden. M. Schultze (l. c., p. 48) bemerkte solche Gestaltungen in den Haaren von Tradescantia, Urtica, in den Blattzellen von Vallisneria bei 40° C.; Sachs (l. c., p. 39, 66), Hofmeister (l. c., p. 54) und Kühne (l. c., p. 64, 87) machten ähnliche Beobachtungen, Letzterer auch am Plasmodium von Didymium serpula, das schon bei 30° C., und an Aethalium septicum, das bei 39° C. in 2 Minuten merkliche Gestaltänderung zeigte.

In niederer Temperatur machen sich ähnliche Gestaltungen bemerklich, die zu einer besonders weitgehenden Separirung von in Zellsaft schwimmenden Partien in Versuchen Kühne's[1]) führten, in welchen die an einem Platintiegel anklebenden, jedoch nicht von Wasser umgebenen Staubfadenhaare von Tradescantia kurze Zeit auf —14° C. abgekühlt wurden. Nachdem das Object 10 Minuten in normal temperirtem Wasser gelegen hatte, war das Protoplasmanetz schon wieder in normaler Gestaltung hergestellt.

Diese Phänomene sind übrigens keine Erfolge des schnellen Temperaturwechsels, da sie auch bei langsamer Steigerung der Temperatur eintreten. Begreiflicherweise kommen aber die fraglichen Gestaltungen nicht zu Wege, wenn durch Eintauchen in heisses Wasser mit der plötzlichen Tödtung eine Coagulation des Protoplasmas erzielt wird.

Licht.

In den im Dunkeln sich entwickelnden Pflanzen spielen sich auch die langsameren und schnelleren Protoplasmabewegungen ab, während zu deren Ausbildung phototonische Wirkung der Beleuchtung nöthig ist, wenn die Pflanze bei Lichtabschluss nicht zur Entwicklung kommt (vgl. II, § 29)[2]). Anderseits ist concentrirtes Sonnenlicht tödtlich (II, § 96) und verlangsamt bei geringgradiger Wirkung die Protoplasmabewegung, so dass an den beleuchteten Stellen relativ ruhende Protoplasmamasse sich finden kann[3]). Ob nun, abgesehen von phototonischer Wirkung, die Bewegungsthätigkeit im Protoplasma allgemein durch schwaches Licht verlangsamt wird, im Dunklen also am ausgiebigsten stattfindet, ist eine aus den derzeitigen Erfahrungen nicht zu beantwortende Frage und wohl möglich, dass verschiedene Protoplasmaorganismen sich wesentlich different verhalten. Die Beweglichkeit der Plasmodien von Aethalium septicum wird freilich nach den theilweise schon von Hofmeister[4]) und näher von Baranetzky[5]) angestellten Beobachtungen im Licht eingeschränkt, so dass bei Beleuchtung zuvor dunkel gehaltener Objecte unter Einziehung von Protuberanzen und Strängen ein Plasmodium mit kürzeren und gedrungeneren Auszweigungen zu Stande kommt, das im Dunklen wieder unter vermehrter Beweglichkeit zur früheren Gestaltung zurückkehrt[6]). Bei Beleuch-

---

1) L. c., p. 101. Aehnliche Experimente bei Hofmeister, l. c., p. 54. Kühne erhielt entsprechende Resultate auch mit Plasmodien.

2) Ueber Fortdauer der Strömungen nach dem Verdunkeln vgl. Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II sér., Bd. 9, p. 30; Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 78; Sachs, Bot. Ztg., Beilage, 1863, p. 3.

3) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 334 u. 367.

4) Pflanzenzelle 1867, p. 21.

5) Mémoires d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Cherbourg 1876, Bd. 19, p. 328 u. 340.

6) Die Färbung der Plasmodien blasst nach Baranetzky (l. c., p. 345) am Licht ab und wird im Dunkeln nicht regenerirt.

tung mit hellem diffusen Licht konnte Baranetzky in $^{3}/_{4}$ Stunden und selbst in 15 Minuten eine merkliche Gestaltänderung beobachten.

Bei einseitiger Beleuchtung bewegen sich die Plasmodien vom Licht hinweg, und dieses ist wohl auch der wesentliche Grund, dass diese Organismen im Licht in die Lohe oder überhaupt in ihr Substrat zurückkriechen [1]. Jedenfalls waren andere Bewegungsursachen in den Experimenten Baranetzky's [2] ausgeschlossen, in welchen die auf horizontal ausgebreitetem feuchten Fliesspapier befindlichen Plasmodien von Aethalium septicum einseitig durch parallel der Papierfläche einfallendes Licht beleuchtet wurden. In diffusem Licht machte sich dann in $^{1}/_{2}$, in Sonnenlicht nach $^{1}/_{4}$ Stunde an dem beleuchteten Rand die schon erwähnte Gestaltänderung geltend und durch relativ ansehnlichere Fortschiebung und Neubildung von Strängen nach der Schattenseite hin kam die das Licht fliehende Bewegung zu Stande.

Fraglich ist noch, ob die Plasmodien gegenüber einem schwachen Licht positiv phototactisch sind, was allerdings nach Beobachtungen Hofmeister's (l. c.) zutreffen könnte. Das in schwachem Licht noch eintretende Hervorkriechen aus dem Substrat kann nicht ohne Weiteres ein Argument abgeben [3], da das Erscheinen im Dunkeln die Existenz von hervortreibenden Ursachen anzeigt, die natürlich die Oberhand behalten, so lange sie nicht durch die mit genügender Intensität angestrebte, negativ phototactische Bewegung überwunden werden. Uebrigens wird die lichtwärts strebende Bewegung der Chlorophyllkörner durch intensiveres Licht in die entgegengesetzte Bewegung übergeführt.

Ueber besondere Reizwirkungen des Lichtwechsels auf das Protoplasma pflanzlicher Organismen liegen bis dahin keine entscheidenden Beobachtungen vor. Auf Pelomyxa palustris, ein Süsswasseramöboid, übt Erhellung, nicht aber Verdunklung nach Engelmann [4] einen Reiz aus.

Die Bewegungen der Plasmodien [5] und ebenso der Chlorophyllkörner werden besonders durch die stärker brechbaren Strahlen des Spectrums beeinflusst, und diesen fällt auch die maximale Wirkung in den durch concentrirtes Sonnenlicht erzielten Erfolgen zu [6]. Aus der in der schwächer brechbaren Spectralhälfte ansehnlicheren Wärmewirkung erklären sich vielleicht die von Borščow [7] und Luerssen [8] gemachten Beobachtungen, in denen gerade die minder brechbare Spectralhälfte (meist wurde Lösung von Kalibichromat passirendes Licht geprüft), nicht aber die stärker brechbaren Strahlen (Lösung von Kupferoxydammoniak) Desorganisation in dem Protoplasma hervorrief, wie sie durch extreme Wärmegrade u. s. w. erzielt wird. Jedenfalls fanden im Protoplasma der Haare u. s. w. der hinter farbigen Medien cultivirten Pflanzen weder Reinke [9] noch G. Kraus [10] derartige Deformationen, die auch an abgeschnittenen Objecten in Reinke's Versuchen nicht zu Stande kamen.

---

1) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 20, u. Allgemeine Morphologie 1868, p. 625.

2) L. c., p. 328.

3) Wie es Strasburger (Wirkung d. Lichtes auf Schwärmsporen 1878, p. 70) annimmt.

4) Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1878, Bd. 19, p. 3.

5) Baranetzky, l. c., p. 331.

6) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 336.

7) Bullet. de l'Acad. d. St. Pétersbourg 1868, Bd. 12, p. 211 u. 230.

8) Einfluss d. rothen u. blauen Lichtes auf die Strömung d. Protoplasmas, 1868. Vgl. auch Velten, Die physikal. Beschaffenheit d. pflanzl. Protoplasmas 1876, p. 14, Anmerkg., Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1876, Bd. 73, Abth. I, u. Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 38.

9) Bot. Ztg. 1871, p. 800.

10) Ebenda 1876, p. 584.

Schwerkraft.

Bei der weichen Consistenz des Protoplasmakörpers hat unvermeidlich der mechanische Zug der Schwere einen merklichen Einfluss auf die Gestaltung von Protoplasmamassen, ein Einfluss, der sich auch in der Vertheilung der Einschlüsse des Protoplasmakörpers kund geben kann. Es ist schon erwähnt (II, p. 381), dass während der rotirenden Bewegung schwerere Körper der Zellwand genähert werden, wenn sie in einer horizontal liegenden Zelle auf die erdwärts gewandte Fläche übertreten. Entsprechende Senkungen konnte Dehnecke[1]) an Chlorophyllkörnern, Stärkekörnern, Krystallen beim Umwenden von Stengelstücken vielfach verfolgen. Hierbei begeben sich in den vertical gestellten Stengeln zuweilen schon in 1 bis 2 Minuten die Chlorophyllkörner längs der Längswand zu der erdwärts gewandten Querwand, und namentlich in Zellen der Stengelknoten wurden solche Umlagerungen beobachtet, die in älteren Objecten langsamer, zuweilen erst nach Stunden bemerklich waren. Bei der schnellen Umlagerung waren die Chlorophyllkörner in Stengeln, die gegen eine, in $^1/_2$ Stunde sich einmal umdrehende, horizontale Achse vertical gerichtet waren, fortwährend in entsprechender Bewegung begriffen. Nach der einen oder einige Tage fortgesetzten Rotation begannen endlich die Chlorophyllkörner sich unregelmässig zu vertheilen und wurden, indem die Stärkeeinschlüsse entschlüpften, deformirt.

Nach dem Geotropismus zu urtheilen, kann die Schwerkraft auch als Reiz auf das Protoplasma wirken, doch sind bis dahin als Erfolg solcher auslösender Wirkung erzielte Protoplasmabewegungen nicht vollkommen sicher gestellt. Möglich freilich, dass solche in Plasmodien ausgelöst werden, als endgültig entscheidend aber können die Beobachtungen Rosanoff's[2]) nicht hingenommen werden, nach welchen die Schwerkraft in den Plasmodien von Aethalium septicum eine aufwärts strebende Bewegung veranlasst.

Plasmodien von Aethalium sah ich im dampfgesättigten Raum im Dunkeln sich in gleicher Weise auf durchfeuchtetem Fliesspapier vertheilen, gleichviel ob dieses in horizontale oder verticale Lage gebracht war, und auch Strasburger's[3]) Beobachtungen stimmen mit diesem hinsichtlich des Einflusses der Schwerkraft negativen Befund überein. Empfindlich aber sind, wie auch Strasburger beobachtete, die Plasmodien gegen einseitige Feuchtigkeit und bewegen sich auf nicht gleichmässig durchnässtem Fliesspapier nach den wasserreicheren Partien hin. Möglich, dass in diesem von Rosanoff zwar ins Auge gefassten, jedoch wohl nicht genügend gewürdigten Factor eine Ursache der von Rosanoff beobachteten Bewegungsrichtung lag, und im Einklang damit würde stehen, dass Rosanoff (l. c., p. 166) keinen Einfluss der Schwerkraft an den unter Wasser gehaltenen Objecten beobachtete. So muss es auch fraglich bleiben, ob in den Centrifugalversuchen Rosanoff's eine auslösende Wirkung der Schwungkraft die nach dem Rotationscentrum gerichtete Bewegung der Plasmodien veranlasste, und in den ohnehin nur theilweise ein übereinstimmendes Resultat liefernden Beobachtungen Hofmeister's[4]) war für Constanz der Feuchtigkeit und anderer Factoren schwerlich genügend Sorge getragen. Uebrigens halte ich selbst nicht für unwahrscheinlich, dass in Plasmodien gewisser Entwicklungsphasen Schwerkraft bestimmte

---

1) Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper, Dissertation 1880, p. 10 ff. Mit Centrifugalwirkung wurde der gleiche Erfolg erzielt.

2) Mémoires d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Cherbourg 1869, Bd. 14, p. 149.

3) Wirkung d. Lichtes auf Schwärmsporen 1878, p. 71.

4) Allgemeine Morphologie 1868, p. 583.

Bewegungen veranlasst[1]), und so wäre es auch möglich, dass Rosanoff thatsächlich Erfolge des Schwerkraftreizes beobachtete.

Wassergehalt.

Zur Ermöglichung der Thätigkeit im Protoplasma bedarf es jedenfalls eines gewissen Wassergehaltes, mit dem Gestaltung und Bewegungsfähigkeit sich ändern. Einmal wird schon die mit der Imbibitionsflüssigkeit veränderliche Cohäsion ein mitwirkender Factor sein, doch werden mit der Variation des Wassergehaltes auch auslösende Wirkungen erzielt. Näheres über solche Beeinflussung, die sich u. a. in der mit abnehmendem Wassergehalt eintretenden Umbildung der Plasmodien in Dauerzustände ausspricht, ist nicht bekannt[2]).

Auch die Abhängigkeit der Strömungsbewegungen vom Imbibitionswasser ist noch näher zu prüfen, denn bis jetzt ist nicht einmal zweifellos ermittelt, ob mit diesem die Schnelligkeit der Bewegung zunimmt, oder ob letztere, was wahrscheinlicher, mit einem gewissen Wassergehalt ein Optimum erreicht. Letzteres lassen die Beobachtungen Velten's[3]) vermuthen, in denen die Strömungsbewegungen an den in Gummilösung gelegten Schnitten fortdauerten, während sie an den in Wasser liegenden Schnitten erloschen waren. Allerdings kann hierbei die mit der Präparation verbundene Verletzung eine Rolle spielen, die auch in den Versuchen Dehnecke's[4]) zu beachten ist, aus welchen indess zu folgen scheint, dass reichliche, übrigens in den mit Zellhaut umkleideten Zellen naturgemäss begrenzte Wasserzufuhr die Strömung beschleunigen kann. In den Collenchymzellen der Stengel von Balsamineen (l. c. p. 27) zeigten sich aber zunächst keine Bewegungen, die beim Liegen der Schnitte in Wasser eintraten, jedoch sogleich an den Schnitten vorhanden waren, wenn die Stengelstücke zuvor im Wasser gehalten wurden. Doch können hier auch noch andere indirecte Ursachen mitspielen, ebenso in den Veränderungen der Bewegungen, die beim Liegen in Wasser in den Zellen der Stärkescheide eintreten, und die sich auch in der Fortbewegung mancher, vor der Präparation relativ ruhenden Chlorophyllkörner aussprechen (II, § 83).

Bei plasmolytischer Wasserentziehung dauert die Bewegung in dem contrahirten Protoplasmakörper fort[5]), scheint indess bei weitgehender Contraction verlangsamt zu werden. Bei plötzlicher Contraction kann die Bewegung vorübergehend ins Stocken gerathen[6]), während sie andernfalls und vielfach selbst bei schneller Einwirkung der Salzlösung während der Plasmolyse anhält.

---

1) Hofmeister hat darauf hingewiesen, dass diese Eigenschaften möglicherweise veränderlich sind. Nach Baranetzky (Mémoires d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Cherbourg 1876, Bd. 19, p. 322) soll vorausgegangene Beleuchtung die Reactionsfähigkeit der Plasmodien gegen Schwerkraft modificiren.

2) Vgl. de Bary, Morphologie u. Physiologie d. Pilze u. s. w. 1866, p. 311.

3) Bot. Ztg. 1872, p. 649. 4) Flora 1881, p. 8.

5) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II sér., Bd. 9, p. 73; A. Braun, Verhandlg. d. Berlin. Akad. 1852, p. 225; Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 75; M. Schultze, Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen 1863, p 41; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 52.

6) Hofmeister, l. c., p. 27 u. 53.

Mechanische und elektrische Einwirkungen.

Druck, Stoss und andere mechanische Eingriffe veranlassen bei mässiger Einwirkung im Allgemeinen ein Abrundungsstreben in Plasmodien, auch wohl in anderen Protoplasmakörpern, und können vorübergehend Strömungsbewegungen zum Stillstand bringen[1]. Uebrigens gelingt dieses selbst bei ansehnlichen Erschütterungen nicht immer, und wenn man ein Internodium von Chara oder ein Wurzelhaar von Hydrocharis knickt, kann sich der Protoplasmakörper in zwei oder einige Partien separiren, ohne dass die Strömung in demselben aufgehoben wird[2]. Dasselbe ist auch beim Zerschneiden der Plasmodien von Myxomyceten zu beobachten.

Die durch elektrische Einwirkungen erzielten Erscheinungen gleichen, so weit bekannt, den durch mechanische Eingriffe erzielten Erfolgen[3]. Es soll deshalb auch nicht näher auf jene eingegangen und eine Beschreibung der von verschiedenen Forschern benutzten Versuchsanstellung unterlassen werden[4]. Schwache elektrische Ströme erzielen häufig keinen Effekt, mit der Steigerung werden, wie durch mechanische Eingriffe, bis endlich zur Tödtung gehende Erfolge erzielt. Wie die mechanischen wirken auch die elektrischen Eingriffe nur local (vgl. Fig. 37), und die Bewegungshemmungen können in beiden Fällen Stauungen des sich andrängenden Protoplasmas zur Folge haben. Abrundungsbestrebungen, Loslösung von Protoplasmamassen, gelegentlich auch Hervorschiessen von Protuberanzen sind im Wesentlichen die durch mechanische oder elektrische Eingriffe erzielten Gestaltungen. Gewöhnlich wird die Bewegung damit verlangsamt, doch scheint gelegentlich auch eine gewisse Beschleunigung einzutreten. Eine Umwendung der Protoplasmaströmungen gelang durch elektrische Ströme nicht eher, als bis die Zelle getödtet war[5]. Diese Bewegung entspricht aber nur der durch strömende Elektrizität erreichbaren Fortführung materieller Theile[6].

---

1) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II sér., Bd. 9, p. 32; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 50; Borsčow, Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1868, Bd. 12, p. 213. — Bei Vermeidung von Druck sah ich die Protoplasmabewegung in den Staubfadenhaaren von Hyoscyamus und Datura bei heftigen, durch Aufschlagen des Objectträgers erzielten Erschütterungen nicht zum Stillstand kommen.

2) Ueber derartige Experimente vgl. Dutrochet, l. c., p. 32; Meyen, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 210; Hofmeister, l. c., p. 50.

3) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 465; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 26 u. 58.

4) Literatur: Becquerel, Compt. rend. 1837, Bd. 5, p. 784; Jürgensen, Studien d. physiol. Instituts in Breslau 1861, I, p. 97; Heidenhain, ebenda 1863, II, p. 65; Brücke, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1862, Bd. 46, Abth. 2, p. 35; M. Schultze, Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen, 1863; Kühne, Unters. über d. Protoplasma 1864, p. 74 u. 94; Velten, Flora 1873, p. 121, u. Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1876, Bd. 73, Abth. 1, p. 343. Vgl. auch Engelmann, in Handb. d. Physiologie von Hermann, 1879, Bd. 1, p. 365. — Ein Versuch, ob Magnetismus Einfluss auf die Protoplasmaströmung habe, wurde mit negativem Resultat angestellt von Dutrochet (Compt. rend. 1846, Bd. 22, p. 619).

5) Velten, Flora 1873, p. 122.

6) Quincke, Annal. d. Physik u. Chemie 1861, Bd. 113, p. 579.

Chemische Einflüsse.

In den auf Sauerstoffathmung angewiesenen Pflanzen stehen die Protoplasmabewegungen mit Ausschluss des Sauerstoffs stille (I, § 74). Vielleicht wird dieser Stillstand augenblicklich mit Entziehung des Sauerstoffs erreicht, denn die noch kurze Zeit fortdauernde Bewegung, welche Kühne und Hofmeister beobachteten, kann recht wohl eine Folge nicht völliger Verdrängung des Sauerstoffs gewesen sein. Uebrigens fand Hofmeister[1]) die Strömung von Nitella 13 Minuten nach Evacuiren der Luft erloschen, und in Versuchen Kühne's[2]), in welchen die Luft durch Wasserstoff verdrängt wurde, hatte nach 30 bis 45 Minuten die Strömung in Plasmodien und Staubfadenhaaren von Tradescantia virginica aufgehört.

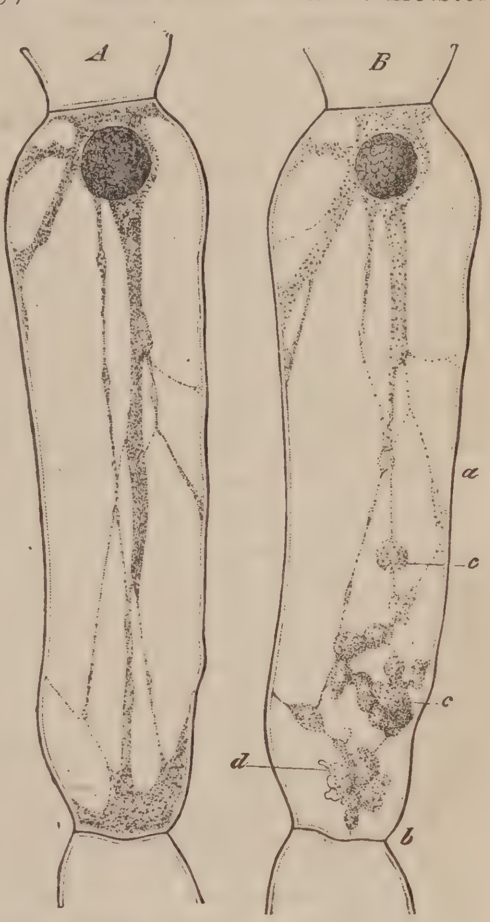


Fig. 37. Zelle aus dem Staubfadenhaare von Tradescantia virginica. *A*. Frisch in Wasser beobachtet. *B*. Dieselbe Zelle nach mässiger elektrischer Reizung. Das Gebiet des gereizten Protoplasmas erstreckt sich von *a* bis *b*. *c* zu Klumpen und Kugeln contrahirtes Protoplasma. *d* blassere Bläschen und Keulen, $^{400}/_{1}$. (Nach Kühne.)

Alle Bewegung ist aber bei Sauerstoffstarre, wie die intramoleculare Athmung lehrt, nicht erloschen, und mechanische Eingriffe erzielen immer Formänderungen, die Kühne auch noch in Folge von Inductionsschlägen an sauerstoffstarren Amöben eintreten sah. Nach Ausschluss des Sauerstoffs ist übrigens das Protoplasma noch zu anderweitigen Formänderungen befähigt, doch ist in dieser Hinsicht noch keine kritische Untersuchung ausgeführt.

In den ohne Sauerstoff wachsenden Gährungsorganismen dürfte wohl auch die Fortdauer von Protoplasmabewegungen zu erwarten sein (vgl. I, § 74). Diese werden wohl ohne Zweifel durch gesteigerte Partiärpressung des Sauerstoffs, wie anderweitige Functionen der Pflanze (I, § 72), gehemmt, indess liegen Untersuchungen über vegetabilische Protoplasmakörper nicht vor.

Hinsichtlich anderer chemischer Einwirkungen sei erwähnt, dass Chloroform und Aether die Protoplasmaströmungen zum Stillstand bringen. Ebenso werden diese durch Einwirkung verdünnter Alkalien sistirt[3]), und bei Ver-

---

1) Pflanzenzelle 1867, p. 49.

2) Untersuch. über das Protoplasma 1864, p. 89 u. 106. — Aufhören der Protoplasmabewegung im luftverdünnten Raume constatirte schon Corti (nach Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 224). In Versuchen Dutrochet's (Annal. d. scienc. naturell. 1838, II sér., Bd. 9, p. 31) war wohl kein völliger Abschluss des Sauerstoffs erreicht. — Hofmeister und Kühne fanden auch, dass der durch Eintauchen in Oel erreichte Abschluss von Sauerstoff zur Sistirung der Bewegungen ausreicht.

3) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II sér., Bd. 9, p. 66.

wendung eines nur ganz wenig Ammoniak enthaltenden Wassers kann man leicht constatiren, dass sogleich die Strömung in den Wurzelhaaren von Hydrocharis stockt, mit dem Auswaschen des Ammoniaks aber wiederkehrt. Etwas intensivere Ammoniakwirkung bringt, ohne zunächst den Tod herbeizuführen, ähnliche Deformation wie niedere Temperatur u. s. w. hervor[1]. Dass locale Wirkung von Alkalien an Plasmodien von Myxomyceten Strömungsbewegungen verursachen kann, ist früher mitgetheilt[2].

Bewegungen der Chlorophyllkörper.

§ 83. Die Chlorophyllkörper nehmen unter constanten äussern Verhältnissen eine bestimmte Lagerung ein, die indess bei verschiedenen Einwirkungen verlassen wird. Die Chlorophyllkörper begeben sich dann schneller oder langsamer in eine neue Gleichgewichtslage oder werden zunächst für einige Zeit, vielleicht auch dauernd, mit Protoplasmaströmungen herumgeführt.

Sind auch die Chlorophyllkörper schon mit den Entwicklungsstadien u. s. w. autonomen Bewegungen unterworfen, so scheinen sie doch normalerweise nicht in den Protoplasmaströmungen mit fortgeführt zu werden. Denn in Vallisneria bilden nach Frank[3] die Chlorophyllkörner eine relativ ruhende Wandschicht, und werden erst in Folge der mit der Präparation verbundenen Verletzung in den Protoplasmastrom gerissen, ja bei Elodea beginnt sogar eine lebhafte, die Chlorophyllkörner mitbewegende Strömung erst einige Zeit nach Abtrennung der Blätter[4]. Da nun Frank auch in Sagittaria und einigen anderen Pflanzen die Chlorophyllkörner erst in Folge von Verletzung in strömende Bewegung versetzt fand, so ist vielleicht in allen Fällen, in welchen solche Fortbewegung des Chlorophylls beobachtet wurde, die Präparation die Veranlassung gewesen. Uebrigens können noch andere äussere Eingriffe einen derartigen Erfolg erzielen, da nach Pringsheim[5] die sonst ruhenden Chlorophyllkörner in den Internodienzellen von Nitella mit der Strömung fortgeführt werden, wenn eine partielle Entfärbung derselben durch concentrirtes Sonnenlicht herbeigeführt wird. Die nicht wieder ergrünenden Chlorophyllkörner von Nitella bleiben dann dauernd im Rotationsstrom, während in Elodea und in andern Pflanzen die durch Verletzung der Blätter in Bewegung gesetzten Chlorophyllkörner nach einiger Zeit wieder zur Ruhe kommen können, doch ist wohl möglich, dass auch noch andere Erfahrungen in dieser Hinsicht gewonnen werden.

Zunächst sollen die durch Licht erzielten Lage- und Formänderungen der Chlorophyllkörper ins Auge gefasst werden, welche den doppelten Zweck verfolgen, die Chlorophyllköner in eine für Beleuchtung günstige Stellung zu bringen und sie dem schädlichen Einfluss zu intensiven Lichtes zu entziehen. Theilweise wird dieses durch Stellungsänderungen, theilweise durch Formänderungen er-

---

1) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop, II. Aufl., 1877, p. 392.

2) Vgl. II, p. 382. — Die Einwirkung verschiedener anderer Agentien ist in den citirten Schriften Dutrochet's, Kühne's, Hofmeister's und bei Jürgensen (Studien d. physiol. Instituts in Breslau 1861, I., p. 107) mitgetheilt.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 244, fernere Beispiele ebenda p. 226, 234, 283, 297.

4) Ueber Entstehung von Protoplasmaströmen durch Präparation vgl. II, p. 389.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 333.

zielt, welche übrigens in allen Chlorophyllkörnern eintreten, und darauf hinauslaufen, dass bei stärkerer Insolation das Volumen abnimmt und Abflachungen der einer Zellwand anliegenden Chlorophyllkörner eintreten. Diese ragen deshalb, wie Stahl[1]) zeigte, in dem Pallisadenparenchym der Blätter, in welchem die Chlorophyllkörner im Allgemeinen nur geringe Ortsbewegungen ausführen, in diffusem Licht weiter in das Lumen der Zelle hinein, als in stark insolirten Zellen, in welchen aber die Chlorophyllkörner breiter werden und deshalb ein relativ grösseres Areal der Wandung bedecken. In den Pallisadenzellen der beschatteten Blätter von Ricinus hatten u. a. die fast halbkugeligen Chlorophyllkörner an der der Zellwand anliegenden Basis einen Durchmesser von 0,0063 μ (Mikromillimeter) und eine Höhe von 0,0057 μ, während der Durchmesser (parallel der Zellwand) der Chlorophyllkörner besonnter Blätter 0,0083 μ, ihre Höhe 0,0036 μ betrug. Die so gestalteten Chlorophyllkörner bieten also den parallel der Längsachse der Pallisadenzellen einfallenden Lichtstrahlen eine geringere Fläche dar und gewinnen somit einen Schutz gegen die nachtheilige Wirkung intensiver Beleuchtung.

Die Stellungsänderung der Chlorophyllkörner wird wohl meist durch eine Gleitbewegung längs der Zellwand, bei Mesocarpus und einigen anderen Algen durch eine Drehung der bandförmigen Chlorophyllkörper um ihre eigene Achse erreicht[2]). Während diese Chlorophyllbänder bei mässiger Lichtintensität die Fläche senkrecht gegen die Richtung der Strahlen stellen (Flächenstellung), wird mit Steigerung der Lichtintensität unter Drehung um 90 Grad eine Kante des Bandes nach der Lichtquelle gerichtet, also Profilstellung des Bandes erreicht. Ebenso streben auch die mehr oder weniger halbkugeligen u. s. w. gestalteten Chlorophyllkörner anderer Pflanzen, gegenüber mässigem Licht Flächenstellung, gegenüber intensiverem Licht Profilstellung anzunehmen, indem sie sich auf der den Lichtstrahlen zugewandten, resp. den diesen parallelen Wandungen sammeln und mit Veränderung der Lichtintensität schneller oder langsamer von einer auf die andere Wandfläche gleiten. In Flächenstellung werden demgemäss in einer würfelförmigen Zelle die zu den Lichtstrahlen senkrechten (Fig. 38 *A*), in Profilstellung die zu den Strahlen parallelen Wandungen (Fig. 38 *B*) mit Chlorophyllkörnern bedeckt sein. Dasselbe wird, wie Stahl gezeigt, in einem Schlauche von Vaucheria erreicht, gegen dessen Längsachse die Lichtstrahlen senkrecht gerichtet sind, d. h. die Chlorophyllkörner sammeln sich in 2 opponirten Längsleisten, deren mediane Verbindungsebene bei Flächenstellung parallel, bei Profilstellung senkrecht zu den Lichtstrahlen steht.

Fällt die richtende Lichtwirkung hinweg, so werden die Chlorophyllkörner die aus inneren Ursachen angestrebte Vertheilung annehmen, die bei Vaucheria in gleichmässiger Vertheilung besteht, während in Geweben gewöhnlich einzelne Wandflächen bevorzugt sind, auf welchen sich demgemäss im Dunkeln die Chlorophyllkörner ansammeln. Im Allgemeinen werden bei Lichtausschluss

1) Bot. Ztg. 1880, p. 364. Ebenda p. 361 weitere Bemerkungen über Gestaltänderungen der Chlorophyllkörper. Diese Formänderung wurde entdeckt von Micheli, Archiv. d. scienc. d. Bibl. univers. d. Génève 1876, Bd. 29, p. 26.

2) Stahl, l. c., p. 299. Aehnliches Verhalten dürfte, wie hier bemerkt, nach den Mittheilungen Wittrock's Gonatonema bieten.

die freien Aussenflächen entblösst, und demgemäss wandern im Dunkeln in einschichtigen Geweben von Moosblättern, Farnprothallien u. s. w. die Chlorophyllkörner auf die zur Fläche dieser Objecte senkrechten Wandungen, occupiren indess an mehrschichtigen Geweben auch der Oberfläche der Blätter u. s. w. parallele Binnenwandungen (Fig. 38 *C*). Eine allgemeine Gesetzmässigkeit über diese Vertheilung der Chlorophyllkörner lässt sich nicht aussprechen, doch scheinen dieselben im luftführenden Gewebe sich mit Vorliebe den nicht an Intercellularräume stossenden Wandstellen (den Fugenwänden) anzulegen.[1]).

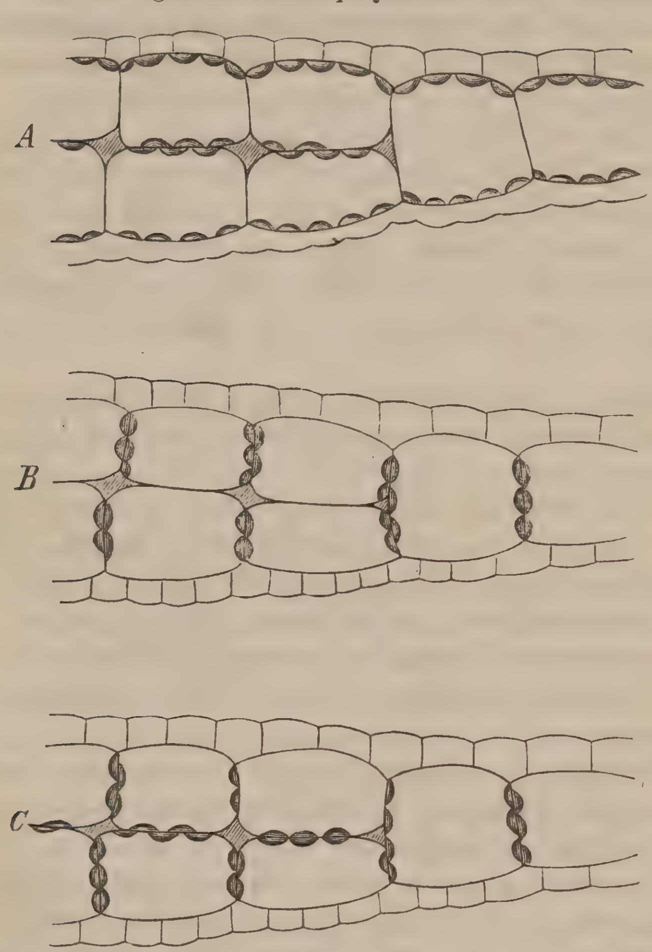


Fig. 38. Querschnitt durch das Laub von Lemna triscula (nach Stahl). *A* Flächenstellung (Tagstellung). *B* Anordnung der Chlorophyllkörner im intensiven Licht. *C* Dunkelstellung der Chlorophyllkörner.

Mit Ueberwindung dieser Eigenrichtung führt mässiges Licht in der besagten Weise Flächenstellung herbei, die mit gesteigerter Beleuchtung in Profilstellung übergeht, welche übrigens keineswegs mit der Dunkelstellung übereinstimmen muss. Dieses trifft ja u. a. nicht zu in den Schläuchen von Vaucheria, deren Chlorophyllkörner im Dunkeln sich gleichmässig vertheilen, ebenso nicht in dem durch Fig. 38 *B* und *C* repräsentirten Fall, in welchem in Dunkelstellung, nicht aber in Profilstellung, die der Aussenfläche parallelen Innenwände mit Clorophyllkörnern besetzt sind. Ferner erzeugt intensive Beleuchtung nicht selten Zusammenballungen der Chlorophyllkörner, die in Zellen von Acetabularia mediterranea[2]) schnell entstehen, aber mit sinkender Beleuchtung auch wieder schnell vergehen, in Vaucheria erst nach anhaltender Besonnung auftreten und in Nitella syncarpa in directem Sonnenlicht nicht bemerklich werden[3]).

Diese allgemeinen Regeln treten zunächst klar hervor in einfacher gebauten Objecten, so in Algenschläuchen, in Blättern von Moosen, Elodea, im Laube von Lemna, in Farnprothallien u. s. w.[4]) Indess machen sich ähnliche Verhältnisse in complexen Geweben bemerklich, doch ist begreiflich, dass, schon des Baues

1) Vgl. Frank, l. c., p. 299.

2) De Bary, Bot. Ztg. 1877, p. 731.

3) Stahl, l. c., p. 324.

4) Gleiches gilt für Blätter von Selaginella Martensii, in welchen das in gewissen Zellen eine grössere Masse bildende, chlorophyllführende Plasma sich durch gleitende Bewegung von einer auf die andere Wand bewegt (Prillieux, Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 506.

der Zellen und deren verwickelter Beziehungen untereinander halber, die bezüglichen Lichtstellungen nicht so klar zum Ausdruck kommen; zudem erfahren die gestaltlicher Aenderungen fähigen Chlorophyllkörner des Pallisadenparenchyms zumeist nur geringere Verschiebungen bei modificirter Beleuchtung. In den sternförmigen Zellen der Blätter von Oxalis acetosella und vieler anderen Pflanzen sind übrigens die besagten Stellungsänderungen gut zu verfolgen. Denn die in mässigem Licht auf den der Blattfläche von Oxalis parallelen Wandungen befindlichen Chlorophyllkörner (Fig. 39 *a*) wandern mit Insolation

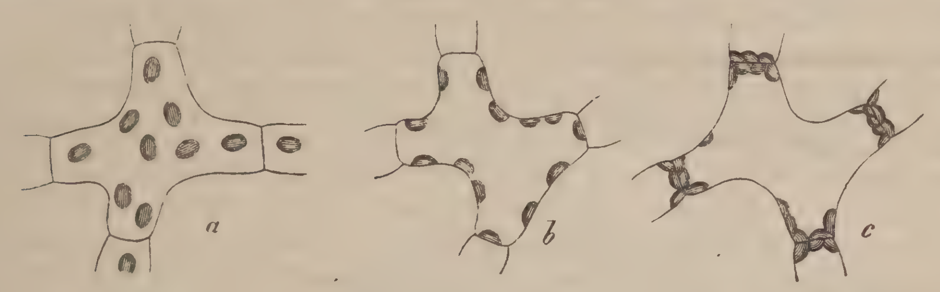


Fig. 39. Schwammparenchymzellen aus der untersten Parenchymlage des Blattes von Oxalis acetosella in einer zur Blattfläche senkrechten Richtung gesehen. *a* Flächenstellung der Chlorophyllkörner in diffusem Licht. *b* Profilstellung nach kurzer Besonnung, *c* nach längerer Insolation. (Nach Stahl.)

auf die zur Blattfläche senkrechten Wandungen (*b*), um bei weiterer Insolation in den äussersten Strahlen der Sternzellen zusammengeballt zu werden (*c*)[1]. Auch in den Blattzellen von Sempervivum und Sedum konnte Stahl entsprechende Lagen der Chlorophyllkörner verfolgen, doch kommt eine Flächenstellung nur in den im Schatten erwachsenen Pflanzen zu Stande, im diffusen Licht bildet sich eine intermediäre Stellung, im Sonnenlicht endlich Zusammenballung der Chlorophyllkörner aus[2].

In Blättern, in welchen bekanntlich Pallisadengewebe und Schwammparenchym häufig vereinigt vorkommt, wirken also Formänderungen und Lagenänderung der Chlorophyllkörner gleichzeitig zusammen, doch fehlt letztere, wie auch gewisse Zusammenballung, bei starker Insolation in den Pallisadenzellen nicht, und es ist einleuchtend, dass eine verringerte Höhe der in Profilstellung tretenden Chlorophyllkörner als Schutz für nachtheilige Beeinflussung durch Sonnenstrahlen mitwirkt. Das Pallisadenparenchym scheint die höheren Lichtintensitäten angepasste Gewebeform zu sein, da es einmal zumeist die dem Licht zugewandte Seite der Blätter einnimmt, an verticalen Blättern öfters aber beiderseitig auftritt, und da dessen Ausbildung in den an sonnigen Standorten erwachsenen Pflanzen vollkommener zu werden pflegt. Auch überwiegt in Schattenpflanzen öfters das Schwammparenchym[3].

Mit veränderter Einfallsrichtung des Lichtes wird natürlich die bisherige Bedingung für die Gleichgewichtslage aufgehoben und eine Bewegung der Chlorophyllkörper erzielt, vermöge deren man die Chlorophyllplatte in Mesocarpus, resp. die zwei opponirten, streifenförmigen Chlorophyllkörneransamm-

1) Stahl, l. c., p. 338.

2) Stahl, l. c., p. 340. Die Zusammenballung bei Insolation wurde von Böhm (Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1856, Bd. 22, p. 479, u. 1859, Bd. 37, p. 453) beobachtet, von Frank (l. c., p. 254) übersehen. Näheres bei Stahl.

3) Stahl, Bot. Ztg. 1880, p. 868.

-lungen in Vaucheria um die eigene Achse, resp. um die Achse der Zelle rotiren machen kann. Eben dieses würde mit einer würfelförmigen Zelle möglich sein, und bei diagonaler Richtung der Lichtstrahlen würden sich die Chlorophyllkörner an zwei opponirte Ecken oder Kanten zur Erreichung möglichster Profilstellung (mässige Lichtintensität vorausgesetzt) gruppiren. In der That wird solches annähernd erreicht, wenn die Lichtstrahlen gegen ein Moosblatt oder ein Prothallium in einem Winkel von ungefähr 45 Grad gerichtet sind [1]. Selbstverständlich muss aber die in Geweben unvermeidliche Brechung und Reflexion der Strahlen immer einen gewissen Einfluss auf das endliche Resultat haben.

Die Vertheilung der Chlorophyllkörper auf zwei opponirte Zellwandflächen entspricht, wie für cylindrische Zellen leicht einzusehen ist, dem Bestreben, für sämmtliche Chlorophyllkörner eine möglichst günstige Flächenstellung (oder Profilstellung) zu erreichen. In der That ist leicht zu erweisen, dass nicht eine ungleiche Reactionsfähigkeit der bezüglichen Chlorophyllkörper die Ursache ist. Wenn nämlich das bisher von oben beleuchtete Prothallium eines Farnkrautes von unten beleuchtet wird, bleiben die Chlorophyllkörner unverändert in ihrer Lage, während sie sich umlagern müssten, wenn die einen positiv, die andern negativ phototactisch wären [2].

Wie in allen physiologischen Vorgängen, hängt der Erfolg der Lichtwirkung auch von anderen Umständen ab, die jene eventuell eliminiren können. So kann durch allzu niedere Temperatur eine der Nachtstellung ähnliche Lagerung der Chlorophyllkörner trotz der Beleuchtung herbeigeführt werden [3]. Dieses wird auch öfters durch Verletzung der Blätter, ferner bei unzureichender Turgescenz und mangelnder Zufuhr von Sauerstoff erreicht [4]. Es scheinen also allgemein ungünstige Vegetationsbedingungen die Pflanze in einen Zustand zu versetzen, in welchem Licht nicht mehr die bezüglichen Bewegungen zu erzeugen vermag, sei es nun dass mangelnde Reactionsfähigkeit oder andere entgegenarbeitende Factoren für das Resultat entscheidend werden. In beiden Fällen würde ein Uebergang in die, auch bei Mangel des Lichtreizes eintretende Stellung die naturgemässe Folge sein, doch ist wohl möglich, dass noch besondere richtende Einflüsse gelegentlich eingreifen und eine der normalen Dunkelstellung entsprechende Lagerung durch die genannten Eingriffe nicht immer erzielt wird.

Hinsichtlich der Schnelligkeit der Reaction machen sich weitgehende spezifische und individuelle Unterschiede bemerklich. Unter günstigen Verhältnissen trat in Versuchen Borodin's schon nach einstündiger Lichtentziehung die Dunkelstellung ein, die Frank in

---

1) Stahl, l. c., p. 346. Hier ist auch dargethan, dass Frank im Irrthum ist, der diesen Erfolg als eine von der gewöhnlichen Lichtstellung abweichende Wirkung des Lichtes ansieht.

2) Stahl, l. c., p. 350.

3) Frank (l. c., p. 261 u. 295) sah bei 0° C. in Blättern von Laub- und Lebermoosen eine der Dunkelstellung entsprechende Lagerung der Chlorophyllkörner eintreten. Vgl. auch G. Kraus, Bot. Ztg. 1874, p. 406; G. Haberlandt, Ueber den Einfluss des Frostes auf die Chlorophyllkörner 1876, p. 6, Separatabz. aus Oesterr. Bot. Zeitschrift.

4) Frank, l. c., p. 292. — Nach Lüders (vgl. Pfitzer, Unters. über d. Bacillariaceen 1871, p. 176) soll eine Erschütterung eine Lagenänderung der Chlorophyllkörner in einigen Diatomeen veranlassen. — Dass die Schwerkraft in manchen Fällen merklichen Einfluss auf die Lage der Chlorophyllkörner hat, ist Bd. II, p. 388 mitgetheilt.

Elodea canadensis erst nach 10wöchentlicher Verdunklung annähernd erreicht fand[1]). Ebenso ist die durch Ablösung der Blätter erzielte Umlagerung in Elodea, Vallisneria schon nach 1 bis einigen Stunden erzielt, während bei Mnium rostratum einige Tage und selbst Wochen dazu erforderlich sind[2]). — Zur Rückführung der Dunkelstellung in die Lichtstellung bedarf es durchgehends weniger Zeit, als zum Eintritt der Dunkelstellung.

Bei schnell reagirenden Objecten nehmen die Chlorophyllkörner mit dem Tageswechsel periodisch Licht- und Nachtstellung ein, und damit ändert sich auch der Farbenton mancher Pflanzen in erheblichem Maasse, ebenso wenn die Flächenstellung in Profilstellung durch intensives Licht übergeführt wird, und auch die Gestaltänderung der sich nicht bewegenden Chlorophyllkörper muss in diesem Sinne mitwirken. Bei Profilstellung der Chlorophyllkörner wird im Allgemeinen die tiefste Grünfärbung erreicht, die dann mit Verdunklung und ebenso mit weiterer Erhellung abnimmt. Das Erblassen grüner Pflanzentheile im Sonnenlicht, welches zuerst Marquart[3]) beobachtete und das näher von Sachs[4]) verfolgt wurde, kann übrigens zuweilen auch von einer theilweisen Zerstörung des Chlorophylls herrühren. Natürlich hat Beleuchtung nur locale Wirkung, und so erklären sich die von Sachs beschriebenen, bei localer Verdunklung eines Blattes (Auflegen von Papier u. s. w.) entstehenden Schattenbilder.

Die mechanische Fortbewegung der Chlorophyllkörner dürfte wohl, wie Sachs[5]) und Frank[6]) annehmen, durch Bewegungen des übrigen Protoplasmakörpers erzielt werden, und in den durch Verletzung veranlassten Lagenänderungen konnte in der That Frank verfolgen, wie schon zuvor vorhandene oder sich ausbildende Protoplasmaströme die Chlorophyllkörner mitrissen. Auf der Wand, an welcher die Chlorophyllkörner in Ruhelage kamen, fand Frank[7]) bei Sagittaria, Elodea, Vallisneria die Protoplasmaschicht relativ mächtiger geworden. Allerdings waren solche Ansammlungen von Protoplasma oder merkliche Strömungsbewegungen nicht in allen Fällen während der Translocation der Chlorophyllkörner zu beobachten. Die Ursache aber, warum die Chlorophyllkörner eine bestimmte Stellung gegenüber den Lichtstrahlen einnehmen, ist noch nicht erklärt, und wie Licht die Bewegungskraft der Schwärmsporen und Desmidiaceen nicht veranlasst, die Bewegungsrichtung aber durch Orientirung der Achse bestimmt, könnte es auch irgend einen Einfluss auf die Chlorophyllkörner üben, der für die Bewegungsrichtung dieser entscheidend wird. Ob es sich dann hierbei um eine Gestaltänderung der Chlorophyllkörner oder um eine besondere Reizwirkung handelt, ist derzeit nicht zu entscheiden, ebenso wenig, ob die Lichtwirkung eine besondere Bewegungsrichtung in dem übrigen Protoplasma veranlasst (vgl. übrigens II, § 82). Allein aus der Hemmung der Protoplasmabewegung durch Licht ist die Ursache der Umlagerung und die Erreichung bestimmter Stellung der Chlorophyllkörner nicht zu erklären.

Die Lichtrichtung muss hier in analogem Sinne als Reiz, wie hinsichtlich der phototactischen und heliotropischen Bewegungen, angesehen werden (II, § 67 u. 78). Wie in diesen ist auch durch die übereinstimmenden Beobachtungen von Borodin[8]), P. Schmidt[9]) und Frank[10]) die durch Kupferoxydammoniak passirende Spectralhälfte die wirksame, nach Frank, jedoch nicht nach Borodin und Schmidt, bringen die durch Kalibichromatlösung passirenden Strahlen eine wenn auch nur geringe Wirkung hervor.

Historisches. Durch Sonnenstrahlen in Blättern von Crassulaceen erzeugte Lagen-

---

1) Vgl. Stahl, l. c., p. 328, u. Frank, l. c., p. 256 u. 293. — Die Drehung der Chlorophyllplatten von Mesocarpus vollzieht sich in günstigen Fällen in wenigen Minuten; Stahl, l. c., p. 301.

2) Frank, l. c., p. 294.

3) Die Farben d. Blüthen 1835, p. 47.

4) Sitzungsb. d. Sächs. Ges. d. Wissenschaften zu Leipzig 1859, p. 226. — Weiteres siehe Stahl, l. c., p. 379.

5) Lehrbuch 1868, I. Aufl., p. 568.

6) L. c., p. 282. Vgl. auch Stahl, l. c., p. 351.

7) L. c., p. 283,

8) Ueber die Wirkung d. Lichtes auf die Vertheilung d. Chloropyllkörner 1869, p. 58, aus Mélanges biologiques, Bd. 7.

9) Ueber einige Wirkungen d. Lichtes auf Pflanzen 1870, p. 27. (Dissertation.)

10) Bot. Ztg. 1871, p. 228.

änderungen wurden von Böhm[1]) entdeckt. Doch erkannte erst Famintzin[2]) und namentlich Borodin[3]) näher die besonderen Modalitäten und die Bedeutung des Lichtes verschiedener Intensität. Frank[4]) fand dann weiter, dass die in Lichtstellung befindlichen Chlorophyllkörner durch verschiedene Eingriffe in Dunkelstellung übergeführt werden können, schrieb aber dem Licht irrigerweise nicht eine richtende, sondern nur eine phototonische Wirkung zu, da seiner Meinung nach das Licht nur insofern wirke, als es den normalen Zustand der Pflanze herstellt. Die in mässiger Beleuchtung eintretende Chlorophyllkornstellung nannte Frank Epistrophe, die Dunkelstellung und ähnliche anderweitige Lagerungen Apostrophe. Dass übrigens in der Epistrophe nicht, wie Frank will, die Lage der Chlorophyllkörner allein durch das Streben nach den die freie Aussenfläche begrenzenden oder an Intercellularräume stossenden Wandungen bedingt wird, ist aus den mitgetheilten Thatsachen zu ersehen. Durch Stahl's[5]) Untersuchungen sind wesentlich die entwickelten allgemeinen Gesichtspunkte gewonnen worden. Die von Micheli[6]) entdeckte Gestaltänderung der Chlorophyllkörner im Sonnenlicht wurde gleichfalls von Stahl näher untersucht.

Pulsirende Vacuolen.

§ 84. Mit dem Protoplasmakörper ist auch die Gestaltung der Vacuolen (des Zellsaftes), d. h. der zumeist wässerige Flüssigkeit führenden Binnenräume des Protoplasmas, veränderlich. Neubildung, Vergrösserung und Verschmelzung von Vacuolen, auch das Wiederverschwinden kleiner Vacuolen spielt sich bekanntlich in mannigfach verschiedener Weise im Entwicklungsgang der Zelle ab. Sofern nun Verschwinden und Wiederbildung von Vacuolen sich in einem gewissen Rhythmus wiederholt, sprechen wir von pulsirenden Vacuolen, die in auffälliger Form in manchen kryptogamischen Organismen zu finden sind. Solche pulsirende Vacuolen besitzen u. a. Volvox, Gonium, Eudorina[7]) (übrigens nicht alle Volvocineen und Pandorineen), nicht wenige Palmellaceae[8]), weiter die Schwärmsporen von Stigeoclonium, Chaetophora[9]), Ulothrix[10]), Microspora[11]) und von manchen anderen Algen, sowie die Schwärmsporen von Cystopus candidus, cubicus[12]) und der Myxomyceten[13]), in deren Plasmodien gleichfalls pulsirende Vacuolen vorkommen. Uebrigens dürften pulsirende Vacuolen noch vielfach entdeckt werden, und auch im Protoplasma höherer Pflanzen ist Entstehen und Vergehen vacuolenartiger Räume nicht zu bezweifeln.

Die pulsirenden Vacuolen sind in Mehrzahl in Myxomyceten zu treffen, in Volvocineen, Palmellaceen, Schwärmsporen finden sich meist 2 oder 3 Vacuolen,

---

1) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1856, Bd. 22, p. 479, u. 1859, Bd. 37, p. 453.
2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 45.
3) Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1867, IV, p. 482; Mélanges biologiques d. St. Pétersbourg 1869, Bd. 7, p. 50.
4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 216. 5) Bot. Ztg. 1880, p. 297.
6) Archiv. d. scienc. d. Biblioth. univers. d. Génève 1867, Bd. 29, p. 26.
7) Cohn, Nova Acta Acad. Caesar. Leopold. 1854, Bd. 24, I, p. 193, u. Beiträge zur Biologie d. Pflanzen 1877, Bd. 2, p. 117.
8) Cienkowsky, Bot. Ztg. 1865, p. 22; 1876, p. 70.
9) Cienkowsky, Bot. Ztg. 1876, p. 70.
10) Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung 1875, p. 157; Dodel-Port, Bot. Ztg. 1876, p. 183. 11) Compt. rend. 1876, Bd. 82, p. 1451.
12) De Bary, Bericht d. naturf. Ges. zu Freiburg 1860, p. 8.
13) De Bary, Die Mycetozoen 1864, p. 41 u. 81; Cienkowsky, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 329. — Weitere Literatur ist in den citirten Schriften zu finden, ferner bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 12. Ueber Chromophyton vgl. Woronin, Bot. Ztg. 1880, p. 628.

doch kann auch eine einzelne, wie in der Palmellacee Apiocystis minor[1]), vorhanden sein. So weit bekannt, spielt sich Verschwinden, die Systole, und Wiedererscheinen, die Diastole, in analoger Weise wie bei den Vacuolen in Infusorien und anderen niederen animalischen Organismen ab. Nachdem plötzlich die Vacuole zusammengefallen ist, erscheint sie, allmählich sich vergrössernd, an derselben Stelle wieder, um nach Erreichung ihrer maximalen Grösse von neuem mit einem Rucke zu verschwinden[2]).

So lange Pulsationen stattfinden, pflegen dieselben in demselben Individuum unter constanten äusseren Bedingungen ein ziemlich gleichartiges Tempo einzuhalten, doch hat Cienkowsky[3]) in Palmellaceen zuweilen relativ längere Ruhepausen beobachtet. Die Pulsationen können ziemlich schnell aufeinander folgen, da u. a. das Zeitintervall zwischen zwei Systolen in Zoosporen von Ulothrix[4]) zu 12—15 Secunden, in Gonium pectorale[5]) zu 26—60 Secunden, in Plasmodien von Myxomyceten[6]) zu $1\frac{1}{4}$ Minuten gefunden wurde. Vor der Systole erreichen dabei die Vacuolen in Plasmodien einen maximalen Durchmesser von 0,004 bis 0,006 mm, und ähnliche Grössenverhältnisse bieten auch die Vacuolen der anderen genannten Organismen.

Bei Existenz zweier Vacuolen scheinen der Regel nach die Pulsationen abwechselnd einzutreten, so dass die eine Vacuole im Ausdehnen begriffen ist, während die andere zusammensinkt[7]), doch konnte Cienkowsky[8]) gelegentlich gleichzeitige Contraction beider Vacuolen in Palmellaceen beobachten.

Auf obige kurze Mittheilungen über den sichtbaren Verlauf der Pulsationen müssen wir uns beschränken, da eine nähere Einsicht in die Ursachen und die Bedeutung dieser Pulsationen noch nicht gewonnen ist und die ohnedies noch nicht geklärten Beobachtungen an contractilen Vacuolen animalischer Organismen um so weniger als Maassstab genommen werden können, als auch bei diesen Organismen vielleicht nicht in allen Fällen dieselbe Mechanik thätig ist. Nach den Beobachtungen von Zenker, Rossbach[9]), Engelmann[10]) wird während der Systole aus gewissen animalischen Organismen Flüssigkeit nach aussen hervorgetrieben, und so ist es möglich, dass solches auch in vegetabilischen Organismen geschieht. Directe Beobachtungen fehlen aber und behauptet kann ein solches Hervortreiben nicht werden, da die aus der Vacuole austretende Flüssigkeit im Protoplasma imbibirt oder anderweitig im Innern des Körpers untergebracht werden könnte. Letzteres ist möglicherweise bei Gonium und Chlamydomonas der Fall, da in diesen nach Cohn[11]) die pulsirenden Vacuolen mit einem grösseren, unterhalb derselben befindlichen, wasserhelle Flüssigkeit führenden Raum in Verbindung stehen dürften. Vielleicht wird auch die von der einen

---

1) Nach Fresenius cit. bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 12.

2) Nach Cienkowsky (Bot. Ztg. 1865, p. 22) kann sich das Volumen der Vacuole vor dem Zusammenfallen zunächst etwas verkleinern.

3) Bot. Ztg. 1865, p. 22. 4) Strasburger und Dodel-Port, l. c.

5) Cohn, Nov. Acta Acad. Caesar. Leopold. 1854, Bd. 24, 1, p. 196.

6) Cienkowsky, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 329.

7) Auch bei Vorhandensein von 3 Vacuolen fand Cohn in den Contractionen eine gewisse Alternation eingehalten.

8) Bot. Ztg. 1865, p. 22.

9) Die rhythmischen Bewegungserscheinungen d. einfachsten Organismen 1872, p. 5, Separatabz. aus Verhandlg. d. Würzburger physik.-med. Gesellschaft. — Anderweitige Literatur ist hier citirt.

10) Zur Physiologie d. contractilen Vacuolen der Infusionsthiere, 1878.

11) Beiträge zur Biologie 1877, Bd. 2, p. 118. — Nach Cohn (l. c., p. 117) erscheint zuweilen mit der Systole vorübergehend im Protoplasma ein strahlenartiges System von Kanälchen.

Vacuole ausgestossene Flüssigkeit von der andern, in Diastole befindlichen Vacuole aufgenommen, doch kann es sich nicht allgemein um solchen Austausch wässriger Flüssigkeit handeln, da zwei Vacuolen auch gleichzeitig sich contrahiren können und manche Organismen nur 1 Vacuole besitzen.

Bei solcher Sachlage ist begreiflicherweise auch unbekannt, ob die nächsten mechanischen Ursachen der Contraction in Veränderungen im Zellsaft oder im Protoplasma, resp. in einem Zusammenwirken beider liegen. Auf eine active Betheiligung des Zellsaftes, also wohl auf eine Variation der osmotischen Leistung in diesem, deuten Trübungen hin, die nach Cohn[1]) in jeder Vacuole von Gonium pectorale vor der Contraction sich einstellen, doch ist nicht ausgeschlossen, dass etwa gesteigerte Druckwirkung seitens des Protoplasmas oder veränderte Filtrationsfähigkeit der die Vacuole umgrenzenden Plasmamembran oder vermehrte Wasseranziehung des übrigen Protoplasmas mitwirkende oder auch entscheidende Factoren werden. Ueberhaupt handelt es sich zur Erzielung von Systole und Diastole um einen Antagonismus betheiligter Factoren, so gut wie in den Staubfäden der Cynareen, deren Zellen in Folge eines Contactreizes plötzlich, unter Ausstossung von Wasser, sich verkleinern und gleichfalls nun allmählich auf den früheren Zustand zurückkehren. Auch in diesem Falle wird Wasser aus den früher erörterten Gründen (II, § 52) aus dem Zellsaft ausgestossen, und analoge Gründe könnten auch in den autonomen Pulsationen der Vacuolen mitwirken, gegen welche in jedem Falle Spannungen im Protoplasma als Druckkraft wirken müssen, um ein Hervorschiessen des wässrigen Inhaltes zu erzielen, der übrigens nicht jedesmal gänzlich entfernt werden muss, denn u. a. bei Gonium pectorale wird nach Cohn (l. c., p. 200) eine Vacuole durch die Systole nur sehr erheblich verkleinert. Da die vorhandenen pulsirenden Vacuolen sich nicht gleichzeitig contrahiren, ferner auch nur bestimmte, nicht aber alle in einem Organismus vorhandenen Vacuolen Pulsationen ausführen, muss offenbar immer nur local die zu einer Contraction nöthige Constellation von Ursachen herbeigeführt werden.

Wenn, was ja nicht immer zutrifft, die Vacuole in einer Contraction der Wahrnehmung ganz entzogen wird, so muss doch entweder ein zur Wiederaufnahme von Flüssigkeit geeigneter Raum präformirt bleiben oder wenigstens die bezügliche Stelle in besonderer Weise zur Neubildung einer Vacuole geeignet sein, die mit der Diastole wieder allmählich an der früheren Stelle zur Ausbildung kommt. Gleich mit dem Sichtbarwerden erscheint hierbei die Vacuole, wie überhaupt Wassertropfen im Protoplasma, scharf abgegrenzt, um weiterhin allmählich zu wachsen, doch wird vielleicht auch im Pflanzenreich ein Wachsthum durch Zusammenfliessen einzeln auftretender Tröpfchen noch gefunden, welches Rossbach an einer Amöbenart beobachtete.

Eine periodisch wiederkehrende Volumabnahme von Vacuolen geht auch in Closterium lunula und einigen anderen Desmidiaceen vor sich, indem die Vacuolen sich jedesmal in demjenigen Zellende verkleinern, in welchem sich jeweils das Protoplasma vorwiegend ansammelt[2]), so dass also jedenfalls ein genetischer Zusammenhang mit der Protoplasmabewegung besteht.

Der Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Contraction der Pulsationen der Vacuolen in vegetabilischen Organismen ist noch nicht näher untersucht, doch geht aus den Beobachtungen Rossbach's an animalischen Organismen hervor, dass Thätigkeit und Frequenz der Pulsation von Sauerstoff und Temperatur in analoger Weise abhängig sind, wie anderweitige Bewegungsvorgänge, dass ferner wasserentziehende Mittel[3]) die Frequenz der Contractionen in den verkleinerten Vacuolen herabsetzen. Erwähnt mag noch werden, dass nach Rossbach mässige elektrische Einwirkungen die Schwingungen von Wimpern, nicht aber die Pulsation der Vacuolen sistirten, während diese durch gewisse Alkaloide zum Stillstand kamen, welche die Wimperbewegung fortdauern liessen. Es geht also hieraus hervor, dass Pulsation der Vacuolen und Wimperbewegung nicht denselben Vorgängen entspringen; übrigens können auch an den zur Ruhe gekommenen Schwärmsporen die Pul-

1) Nov. Acta Acad. Caesar. Leopold. 1854, Bd. 24, 1, p. 194.

2) De Bary, Unters. über d. Familie d. Conjugaten 1858, p. 39 u. 43; Schumann, Flora 1875, p. 66.

3) Cohn (l. c., p. 201) beobachtete, dass pulsirende Vacuolen durch Plasmolyse bis zum Verschwinden contrahirt werden können.

sationen der Vacuolen noch einige Zeit fortdauern[1], doch hörte nach Dodel[2] an Zoosporen von Ulothrix mit den letzten zuckenden Bewegungen der Cilien auch die Pulsation der Vacuolen auf.

Welchen Zwecken im Leben des Organismus die Pulsationen der Vacuolen dienen, bleibt noch zu ermitteln. Möglich, dass diese Bewegungen, wie Cohn[3] annimmt, Bedeutung für Zufuhr und Vertheilung von Sauerstoff, Nährstoffen u. s. w. haben. Doch mag denselben in gegebenen Fällen auch noch andere Bedeutung zufallen, und vielleicht helfen sie in manchen Organismen bei der Vorwärtsbewegung, da Engelmann (l. c.) in Chilodon propellens, einem Infusionsthierchen, mit jeder Contraction der Vacuole ein stossweises Forttreiben des offenbar durch den Rückstoss des ausgetriebenen Wassers bewegten Organismus beobachtete.

Kapitel IX.

Erzeugung von Wärme, Licht und Elektrizität in der Pflanze.

Abschnitt I. **Wärme.**

§ 85. Den Pflanzen kommt nicht, wie warmblütigen Thieren, eine Wärmeregulation zu, vielmehr fällt und steigt ihre Körpertemperatur, analog wie die kaltblütiger Thiere, mit der Wärme des umgebenden Mediums. Von der Temperatur dieses kann aber die Temperatur des Pflanzenkörpers mehr oder weniger abweichen und zwar im positiven oder negativen Sinne, je nachdem erwärmende oder abkühlende Ursachen überwiegen, die entweder in der inneren Thätigkeit des Organismus oder in äusseren Verhältnissen begründet sind.

In allen Pflanzen ist ein wärmeerzeugender Process, die Athmung, thätig, durch welche freilich die Körpertemperatur der meisten Pflanzen in nur geringem, einiger Pflanzentheile aber auch in erheblichem Grade gesteigert werden kann. Diese Wärmeproduction ist an den Eingriff des Sauerstoffs gekettet, mit dessen Ausschluss die intramoleculare Athmung nur minimale Temperaturerhöhung in allen nicht gährungserregenden Pflanzen erzeugt, während in gährenden Flüssigkeiten, auch bei Abschluss des Sauerstoffs, erhebliche Erwärmung erzielbar ist. Der einzige wärmebildende Vorgang in der Pflanze muss nicht gerade die Athmung sein, denn im Allgemeinen sind ja alle Processe von Wärmetönung begleitet, und eine Erwärmung oder Abkühlung kann herauskommen, je nachdem die Resultante aus den einzelnen Actionen, aus Lö-

---

1) Vgl. Cienkowsky, Bot. Ztg. 1865, p. 23; Strasburger, Ueber Zellbildung u. Zelltheilung 1875, p. 157.

2) Bot. Ztg. 1876, p. 185.

3) Beiträge zur Biologie 1877, Bd. 2, p. 118.

sungswärme, Mischungswärme, Verbindungswärme, überhaupt der Summe der Arbeitsleistungen, positiv oder negativ ausfällt. Einen positiven Werth hat eben die Resultante aus den im Athmungsprocess zusammengreifenden Vorgängen, doch entsteht bekanntlich auch bei Imbibition organisirter Körper eine nennenswerthe Erwärmung (I, p. 26). In wie weit andere Actionen in der Pflanze Wärme binden oder produciren, ist, abgesehen von der Transpiration, noch nicht empirisch bestimmt, indess ist z. B. nicht zu bezweifeln, dass in der Wasserbewegung durch Reibung freie Wärme erzeugt werden kann.

Unter den wärmebindenden Vorgängen in der Pflanze ist von Bedeutung und in ihrem Erfolge zu bemessen die Wasserverdampfung, durch welche erreicht wird, dass, abgesehen von den besonders ansehnlich Wärme producirenden Organen, die Temperatur der Pflanze hinter der umgebenden Luft zurückbleibt und diese erst nach Unterdrückung der Transpiration übertrifft.

Mit Unterdrückung der Transpiration scheinen in allen thätigen Pflanzentheilen die wärmebildenden Processe in so weit zu überwiegen, dass eine gewisse, oft allerdings sehr geringe Erwärmung zu Stande kommt. Der Grad der Erwärmung eines Pflanzenkörpers über das umgebende Medium ist freilich wieder von mannigfachen Umständen abhängig, von denen hier nur die Wärmeabgabe nach aussen, sei es durch Leitung oder Strahlung, erwähnt werden soll; in II, § 88 ist noch weiter auf einige Factoren hingewiesen, welche für die als Gleichgewichtszustand erreichte Körperwärme Bedeutung haben.

Bei gleicher Wärmeproduction im Inneren stellt sich die Körpertemperatur natürlich um so höher, je mehr die Wärmeabgabe nach aussen erschwert ist. In dieser Hinsicht sind deshalb, der verringerten Oberfläche halber, massige Organe im Vortheil, und ein Zusammenhäufen von Pflanzentheilen, so wie eine Umkleidung mit schlechten Wärmeleitern, muss eine gesteigerte Erwärmung zur Folge haben. In der That ist auf diese Weise eine erhebliche Erwärmung über die Lufttemperatur auch mit solchen Pflanzentheilen zu erhalten, die isolirt, trotz unterdrückter Transpiration, Eigenwärme kaum oder nicht erkennen lassen. Da nun in solcher zusammengehäuften Masse die Temperatur im Allgemeinen von aussen, d. h. von der ausstrahlenden Oberfläche ab, nach Innen zunimmt, so befinden sich die in verschiedener Entfernung vom Mittelpunkt untergebrachten Pflanzentheile in einem ungleich temperirten Medium, über dessen Temperatur sie sich der producirten Eigenwärme und der Wärmeabgabe entsprechend erheben. Nun ist aber die Wärmeproduction, wie die Athmung und andere Thätigkeit in der Pflanze, von der Temperatur der Umgebung abhängig, und falls die im Centrum angehäuften Pflanzentheile in einer günstigeren Temperatur sich befinden, wird in ihnen eine höhere Erwärmung über die nächste Umgebung erreicht werden, als in den weiter auswärts im Haufen situirten Theilen. Sobald übrigens ein Pflanzentheil wärmer als seine Umgebung ist, wird in diese Wasserdampf getrieben, der sich an den Wandungen des Aufnahmegefässes condensirt und naturgemäss eine gewisse Depression der Eigenwärme herbeiführt.

Zur Demonstration der Wärmeproduction in zusammengehäuften Keimlingen, Blüthen, Blättern etc.[1]) eignet sich der in Fig. 40 dargestellte Apparat, welcher zugleich die Abhän-

1) Zur Ermittlung der Wärmebildung wurde die Zusammenhäufung angewandt von Göppert, Ueber Wärmeentwicklung in d. lebenden Pflanze 1832, p. 10.

gigkeit der Wärmeproduction von der Sauerstoffaufnahme darzuthun gestattet. Nachdem in den, je nach Bedürfniss grösser oder kleiner zu wählenden Glasballon *a* das Thermometer *b* luftdicht eingesetzt ist, wird das Glasgefäss mit den Untersuchungsobjecten gefüllt und in die untere Oeffnung ein Zuleitungsrohr eingepasst. Treibt man nun mittelst eines bei *c* wirkenden Aspirators in der durch die Pfeile gekennzeichneten Richtung einen langsamen Strom dampfgesättigter Luft durch den Apparat, so können leicht Erwärmungen

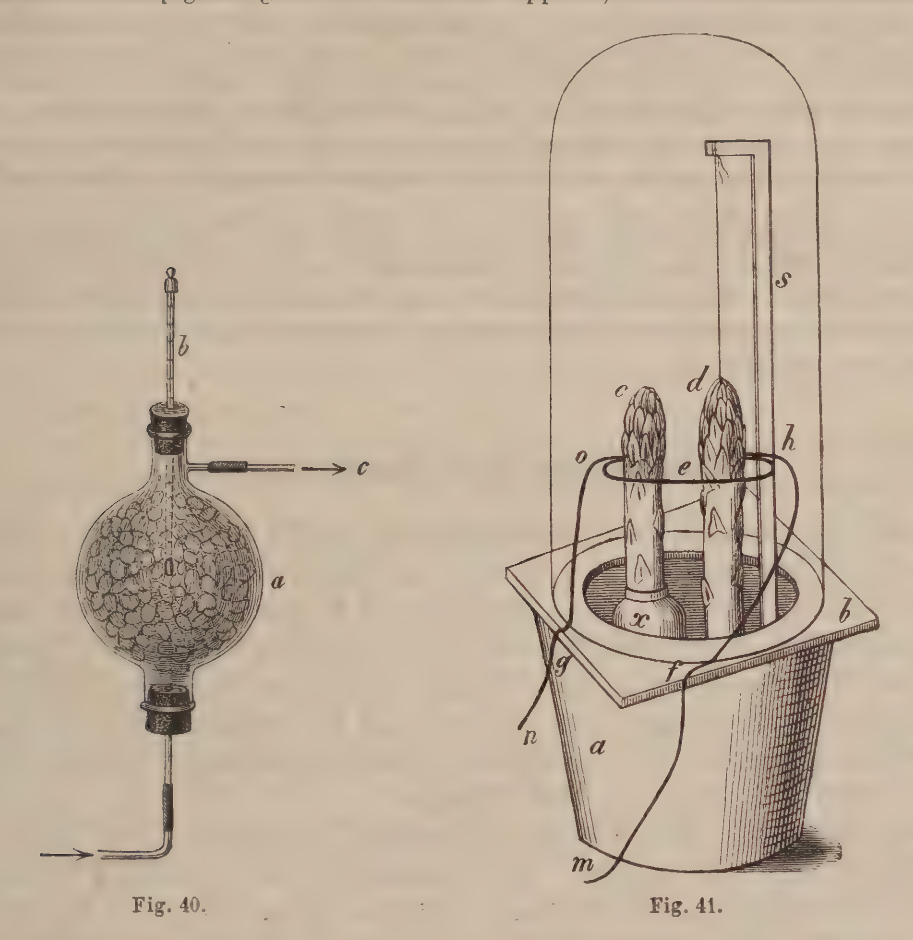


Fig. 40. Fig. 41.

um einige Grade mit Blüthen, Keimlingen etc. erhalten werden, insbesondere wenn das Gefäss nicht zu klein gewählt und mit Baumwolle umwickelt wird. Die Temperatur sinkt aber baldigst, wenn durch einen Strom von Wasserstoffgas die Luft verdrängt wird. Handelt es sich nur darum, die Erwärmung darzuthun, so kann man den Tubulus bei *c* offen lassen und das Gefäss auf einen Glascylinder setzen, der etwas Kalilauge enthält. Auf diese Weise wird ein zur Versorgung mit Sauerstoff genügender Luftstrom unterhalten. Um die Abhängigkeit der Temperaturerhöhung von der Lebensthätigkeit darzuthun, empfiehlt es sich, ein zweites, gleichartiges Gefäss mit durch Erhitzen auf 100° C. getödteten Keimlingen, Blüthen etc. zu füllen, denen man zur Vermeidung von Bakterienbildung Salicylsäure zusetzt, oder auch zwei Apparate mit lebenden Objecten zu beschicken und durch den einen Luft, durch den anderen Wasserstoff zu leiten. — Mit diesem Apparat, natürlich bei Verschluss des unteren Tubulus, lässt sich auch die Wärmebildung in gährenden Flüssigkeiten darthun.

Zum Nachweise der Temperaturerhöhung in den sich stärker erwärmenden Blüthen von Aroideen u. s. w. reicht schon das Anlegen einer Thermometerkugel aus, der man nöthigenfalls zur Einführung der Versuchsobjecte die Form einer doppelwandigen Glocke geben lassen kann.

Zur Ermittlung geringerer Erwärmung an einzelnen Pflanzentheilen ist Thermoelektricität anwendbar, deren sich van Beek und Bergsma[1]), dann Dutrochet[2]) bedienten. Von

1) Observat. thermo-électriques sur l'élévation d. température d. fleurs d. Colocasia, 1838.
2) Annal. d. scienc. naturell. 1840, II sér., Bd. 13, p. 5. Eine erste Mittheilung ebenda

den zwei Zusammenstellungen, welche der letztgenannte Forscher anwandte, ist die eine in Fig. 41 dargestellt. Die durch Zusammenlöthen der Enden des Eisenbügels *e* mit den Kupferdräthen *o* und *h* gewonnenen und sorgfältig mit Firniss überzogenen Spitzen sind in den lebenden Spross *c* und in den durch Eintauchen in heisses Wasser getödteten Spross *d* eingeführt, deren Temperaturdifferenz durch den Ausschlag des zwischen den Dräthen *n* und *m* eingeschalteten Multiplicators bestimmt wurde (1^0 Ausschlag war = $^1/_{16}{}^0$ C). Bleibt die eine Nadelspitze in Luft, so kann natürlich auch die Temperaturdifferenz zwischen Luft und Versuchsobject ermittelt werden. In der Figur 41 ist der getödtete Spross *d* mittelst eines am Träger *s* befestigten Fadens aufgehängt, während der lebende Spross in das Wassergefäss *x* eingestellt ist. Zur Erzielung dampfgesättigter Luft sind die Versuchspflanzen in den Blumentopf *a* gebracht, dessen Rand mit einer Gypsplatte *b* bedeckt ist, auf welche eine Glasglocke gesetzt ist, deren unterer Rand zudem mit feuchtem Sand umgeben ist.

Die thatsächlich producirte Wärmemenge, die natürlich auch entsprechende Berücksichtigung der Wärmecapacitität der Pflanzentheile erfordern würde, ist noch nicht exact ermittelt worden. [1]) Ein sicheres Maass für diese Wärmemenge vermag die von Sachs[2]) zu diesem Zwecke vorgeschlagene Bestimmung des in dampfgesättigte Luft getriebenen Wasserdampfs kaum zu geben.

Wärmebildung durch Sauerstoffathmung.

§ 86. Ansehnliche Temperaturerhöhung findet in dem blühenden Spadix der Aroideen statt, der, isolirt gehalten, bei Colocasia odora (Arum cordifolium) von Huber bis zu 30^0 (? C.), von van Beek und Bergsma bis zu 22^0 C. wärmer als die umgebende Luft gefunden wurde, d. h. sich bis $49^1/_2{}^0$ (? C.), resp. 43^0 C. erwärmte. Uebrigens ist auch die Keule von Arum maculatum bis zu 10^0 C. wärmer als die umgebende Luft getroffen und für Blüthentheile aus einigen anderen Pflanzenfamilien sind wenigstens verhältnissmässig ansehnliche Erwärmungen von 1 bis einigen Graden bekannt.

In Laubsprossen, Blattknospen, Früchten, Wurzeln u. s. w. ist die Erwärmung immer nur sehr gering, denn Dutrochet fand in seinen Versuchen mit einzelnen, im dampfgesättigten Raum gehaltenen Sprossen als höchste Erwärmung einen Temperaturüberschuss von $0,34^0$ C. (bei Euphorbia lathyris), der jedenfalls nicht viel höher ausgefallen sein würde, wenn, was nicht wahrscheinlich, die Transpiration gänzlich unterdrückt gewesen wäre. Bei Aufenthalt in gewöhnlicher Luft reichte die Abkühlung durch Transpiration aus, um die Temperatur der Sprosse merklich unter die der Umgebung herabzudrücken, während die genannte Erwärmung der Aroideen sich in nicht dampfgesättigter Luft einstellt. Jene Resultate mit Sprossen erhielt Dutrochet, als die eine Löthstelle der thermoelektrischen Nadel in einem lebenden Spross, die andere, mit Papier umwickelt, sich in Luft befand; war aber letztere in einen getödteten Spross gesteckt, so zeigte sich dieser im dampfgesättigten Raum, und noch mehr in gewöhnlicher Luft, kälter als der lebende Pflanzentheil, was als Folge man-

1839, II sér., Bd. 12, p. 77. — Hierbei muss natürlich festgestellt werden, dass beim Contact der thermoelektrischen Nadeln mit dem feuchten Pflanzenkörper kein die Nadel ablenkender elektrischer Strom entsteht.

1) Nachträgliche Bemerkung: Die Versuche von G. Bonnier (Bullet. d. l. soc. bot. d. France 1880, Bd. 27, p. 141) sind nicht ausreichend.

2) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1857, Bd. 26, p. 326.

gelnder Eigenwärme und zugleich stärkerer Transpiration todter Pflanzentheile in nicht dampfgesättigter Luft leicht verständlich ist.

In schon verholzten, auch in manchen krautigen Sprossen, konnte Dutrochet überhaupt keine Eigenwärme mit seiner Methode finden, doch muss dieses eine Folge zu geringer, durch ganz schwache Wasserverdampfung allenfalls compensirter Erwärmung gewesen sein, da beim Zusammenhäufen für alle bis dahin untersuchten lebenden Objecte das eingesenkte Thermometer eine Temperaturerhöhung im Inneren des Haufens anzeigte. Der Grad der Erwärmung ist dann von der Menge des zusammengehäuften Materiales, von der Umgebung mit schlechten Wärmeleitern u. s. w. abhängig, eine Temperaturerhöhung von 10° C. und mehr kann übrigens bei Verwendung einer grösseren Menge von Keimlingen, jungen Laubblättern u. s. w. erreicht werden. Bei höherer Lufttemperatur vermag die Temperatursteigerung im Innern des Haufens so weit zu gehen, dass eine Tödtung der Pflanzen herbeigeführt wird; übrigens sind auch am isolirten Spadix von Aroideen bis nahe an die Tödtungstemperatur reichende Erwärmungen beobachtet worden.

Da die Wärmebildung in der Pflanze von der Athmungsthätigkeit abhängig ist, steigt und fällt jene mit dieser, wie die unten mitgetheilten Beobachtungen an Aroideen, sowie die Erfahrungen mit anderen Blüthen und mit Keimpflänzchen lehren. Die Wärmebildung kommt aber durch den Eingriff des Sauerstoffs in den Athmungsprocess zu Stande, denn durch intramoleculare Athmung wird, abgesehen von Gährthätigkeit, auch in angehäuften Massen so wenig Wärme erzeugt, dass eine minimale Erwärmung nur bei besonderer Sorgfalt zu erkennen ist (II, § 87).

Die Wärmebildung durchläuft denn auch eine ähnliche grosse Periode wie die Athmung (I, p. 350), und wie in Aroideen die grösste Erwärmung annähernd mit der ausgiebigsten Athmung zusammenfällt, fand Dutrochet [1]), dass in der Nähe der Gipfelknospe, also in jugendlichen und lebhaft athmenden Stengeltheilen, die eingestochene thermoelektrische Nadel die ansehnlichste Temperaturerhöhung anzeigte, welche in den älteren Stengeltheilen allmählich bis zu nicht mehr messbaren Werthen herabsank. Ein genaues Zusammenfallen von Athmungscurve und Erwärmungscurve werden indess kritische Untersuchungen voraussichtlich nicht ergeben, denn die factische Erwärmung ist von verschiedenen, mit der Entwicklung der Pflanzentheile veränderlichen Umständen abhängig, u. a. von der im Verhältniss zur Masse verringerten Oberfläche, der Wärmeleitungsfähigkeit, der Vermehrung abgestorbener Elementarorgane in älteren Pflanzentheilen u. s. w. So wenig wie die Athmungscurve hält die Erwärmungscurve mit der grossen Periode der Zuwachsbewegung gleichen Schritt, denn während Keimpflanzen, Blätter u. s. w. in schnell wachsenden Phasen maximale Erwärmung zeigen, erreicht diese in Aroideen, auch wohl manchen anderen Blüthen, ihren höchsten Werth, nachdem das Maximum der Zuwachsbewegung bereits durchlaufen ist.

Ist die Athmungsintensität für die Erwärmung wesentlich entscheidend, so kann doch ein genauer Parallelismus zwischen beiden beim Vergleich verschiedener Objecte nicht erwartet werden, wie aus schon angedeuteten Gründen

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1840, II sér., Bd. 13, p. 44.

leicht zu entnehmen ist. Im Grossen und Ganzen darf man freilich erwarten, dass unter sonst gleichen äusseren Bedingungen ein energisch athmender Pflanzentheil eine höhere Erwärmung als eine andere, weniger ausgiebig athmende Pflanze bietet, und die Erfahrungen an dem Spadix von Aroideen lehren, dass dieser auch eine besonders grosse Menge von Sauerstoff im Athmungsprocess consumirt (vgl. I, p. 351). Ferner zeigt die relativ nur geringe Erwärmung fleischiger Stengel, von Früchten u. s. w., dass die massige Entwicklung des Spadix ein für dessen relativ hohe Erwärmung wesentlich entscheidender Factor nicht ist.

Wenn auch durch empirische Erfahrungen nicht zu erweisen, ist doch kaum zu erwarten, dass von der in dem Athmungsprocess disponibel werdenden Energie in allen Fällen ein gleicher Bruchtheil in Wärmebewegung umgesetzt wird, die freilich in der Pflanze wieder zur Erzeugung von Wasserdampf, also zur Arbeitsleistung benutzt werden kann, so dass, wie früher erwähnt (II, § 1), die durch Transpiration unter die Lufttemperatur abgekühlte Pflanze durch Ausgabe von Wärme einen Verlust von Arbeitskraft nicht erfährt, der natürlich in den über die Lufttemperatur sich erwärmenden Objecten unvermeidlich ist.

Mit Herabdrücken der Lebensthätigkeit nimmt im Allgemeinen die Wärmeproduction ab, so mit Erniedrigung der Temperatur, die eine Verminderung der Athmung herbeiführt. Dem entsprechen auch die in dieser Hinsicht angestellten Versuche. J. Schmitz[1]) fand u. a. für die um eine Thermometerkugel gestellten Knospen von Aesculus hippocastanum bei 19,18° C. Luftwärme einen Temperaturüberschuss von 0,63° C., während bei Erniedrigung der Temperatur auf 5—6° C. das von den Knospen umgebene Thermometer sich auf die Lufttemperatur einstellte. Für die um eine Thermometerkugel angehäuften Weizenkeimlinge beobachtete Saussure[2]) bei 11° C. Lufttemperatur eine Temperaturerhöhung von 1,1° C., bei 15° C. eine solche von 1,4° C., und analoge Beziehungen ergibt der an Aroideen u. s. w. beobachtete Temperaturüberschuss nach den von Hoppe[3]) und früheren Forschern mitgetheilten Resultaten.

Näher zu ermitteln ist noch die Selbsterwärmung bei höheren Wärmegraden, denn jene muss nicht nothwendig eine gleiche Curve wie die bis gegen die Tödtungstemperatur zunehmende Athmung liefern. Nach Saussure[4]) soll sogar in den Blüthen von Cucurbita melo-pepo bei Erwärmung über 15—20° C. die Selbsterwärmung abnehmen, und eine solche fanden Vrolik und de Vriese[5]) im Spadix von Colocasia odora verschwunden, als die Luftwärme 30° C. erreicht hatte, doch ist nicht zu ersehen, ob dieses Resultat nicht etwa durch die mit der Wärme relativ gesteigerte Transpiration in diesen, in nicht dampfgesättigtem Raume angestellten Versuchen erreicht wurde. Eine solche Abkühlung durch vermehrte Wasserverdampfung wird im Freien allerdings ein gewisses Schutzmittel bieten, um eine Selbsterwärmung zu vermeiden, die eine

---

1) Ueber die Eigenwärme d. Pflanzen, Dissertation, 1870, p. 22.

2) Mémoires de Génève 1833, Bd. 6, p. 251.

3) Beobachtungen an Colocasia odora, in Nova Acta d. K. Leop.-Carol. Akad. 1879—80, Bd. 41, Pt. I, p. 239.

4) Annal. d. chim. et d. physique 1822, Bd. 21, p. 298.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1836, II sér., Bd. 5, p. 140. Aehnliche Beobachtungen an den Blüthen von Victoria regia theilt Caspary (Flora 1856, p. 219) mit.

Selbsttödtung von Pflanzentheilen herbeiführen könnte. Auch ist nicht zu sagen, welche Umstände es veranlassen, dass, wie Hoppe (l. c., p. 239) fand, bei plötzlichen Schwankungen der Lufttemperatur im Temperaturgang des Spadix von Colocasia odora besondere Unregelmässigkeiten bemerklich wurden.

Innerhalb der grossen Curve der Selbsterwärmung macht sich eine tägliche Periodicität dieser bemerklich, die sowohl an Blüthen, als auch an Sprossen und Früchten beobachtet wurde, jedoch in den einen Objecten ansehnlicher als in den andern ist und z. B. von Dutrochet[1]) in einer Pflaume vermisst wurde, während sie die Frucht von Solanum lycopersicum aufzuweisen hatte. Die maximale Erwärmung wurde immer am Tage, in Morgen-, Mittag- oder Abendstunden vorgefunden, so dass die Curve einen gerade entgegengesetzten Gang wie die tägliche Periodicität der Zuwachsbewegung befolgt, mit der übrigens die Erwärmungsperiodicität, so weit die keineswegs ausreichenden Beobachtungen ein Urtheil gestatten, gemein hat, dass sich specifische und individuelle Unterschiede hinsichtlich der Lage der Maxima zeigen. Da nach den Beobachtungen Dutrochet's an Sprossen die tägliche Periodicität der Erwärmung im Dunkeln einige Zeit mit nachlassender Amplitude fortdauert, um endlich zu verschwinden, dürfte es sich wohl, wie in der sich analog verhaltenden täglichen Periodicität der Wachsthums- und Bewegungsvorgänge, um einen durch den Beleuchtungswechsel inducirten Vorgang handeln.

Die tägliche Periodicität der Erwärmung im Spadix der Aroideen ist durch die Untersuchungen von Vrolik und de Vriese[2]), van Beek und Bergsma[3]), Dutrochet (1840 l. c.), Brogniart[4]), Romer[5]), Hoppe[6]) sicher gestellt, die freilich nicht alle im gleichen Maasse kritisch ausgeführt und beweisend sind. Auch war in manchen dieser Versuche die Lufttemperatur ziemlichen Schwankungen unterworfen, doch macht sich auch dann die tägliche Periodicität im Gange des Temperaturüberschusses bemerklich, der für geringere Differenzen der Lufttemperatur, innerhalb der für die Vegetation günstigen Wärmegrade, nicht erhebliche Unterschiede bietet. Nachstehend ist ein Auszug aus den Beobachtungen van Beek's und Bergsma's am Spadix von Colocasia odora (Arum cordifolium, Alocasia indica Schott) mitgetheilt (l. c., Tableau D). Die Pflanze befand sich in einem Zimmer, die aus Stahl und Platina componirten thermoelektrischen Nadeln waren zwischen den sterilen, resp. fertilen männlichen Blüthen eingestossen. (Tabelle s. umstehend.)

Die tägliche Amplitude der Eigenwärme ist, wie die Tabelle zeigt, in der Region der sterilen Blüthen ansehnlicher als in der der fertilen Blüthen. Abgesehen von dem ersten Beobachtungstage fallen dabei für beide die Maxima in Nachmittagsstunden, treten jedoch nicht immer zu derselben Zeit ein. Eine ähnliche Lage des Erwärmungsmaximums zeigen auch die mit Thermometern von Vrolik und de Vriese (1839, l. c.) und von Hoppe (l. c.) an Colocasia odora[7]) angestellten Beobachtungen. Es gilt dieses auch für einen Versuch von

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1840, II sér., Bd. 13, p. 81. — Die Beobachtungen Dutrochet's an Pilzen (l. c., p. 85) sind nicht entscheidend.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1836, II sér., Bd. 5, p. 142, u. ebenda 1839, II sér., Bd. 11, p. 77.

3) Observat. thermoélectriques sur l'élévation de température d. fleurs d. Colocasia odora, 1838.

4) Nouvell. Annales d. Muséum d'histoire naturelle 1843, Bd. 3, p. 153.

5) Mittheilg. d. naturw. Vereins von Neu-Vorpommern u. Rügen 1870, p. 51.

6) Nova Acta d. Leopold.-Carol. Akad. 1879—80, Bd. 41, p. 199.

7) Huber (Journal de physique 1804, Bd. 59, p. 281) fand das Maximum 7 Uhr Morgens, doch ist auf diese im Freien und bei veränderlicher Temperatur angestellte Beobachtung kein Gewicht zu legen.

Zeit	Lufttemperatur °C.	Temperaturüberschuss gegenüber der Luft in den fertilen männlichen Blüthen °C.	Temperaturüberschuss gegenüber der Luft in den sterilen männlichen Blüthen °C.	Zeit	Lufttemperatur °C.	Temperaturüberschuss gegenüber der Luft in den fertilen männlichen Blüthen °C.	Temperaturüberschuss gegenüber der Luft in den sterilen männlichen Blüthen °C.
20. Sept.				21. Sept.			
11½ Vorm.	18,1	**14,7**	7,4	9½ Nachm.	15,3	3,5	3,1
2 Nachm.	17,8	11,1	**10,6**	22. Sept.			
3 »	17,8	10,1	9,1	6½ Vorm.	14,7	2,6	2,2
5 »	17,5	11,1	6,1	10 »	15,0	2,6	2,2
7 »	17,2	10,8	5,5	1 Nachm.	16,1	5,1	7,9
9 »	17,2	9,7	5,3	2 »	16,2	**5,5**	19,1
11 »	16,9	9,6	5,1	2½ »	16,4		**20,2**
21. Sept.				3 »	16,2	4,3	16,2
5½ Vorm.	16,1	5,9	5,1	4 »	16,2	2,6	8,4
7 »	16,1	8,1	4,3	7 »	16,1	2,2	2,2
8½ »	16,1	8,7	5,1	23. Sept.			
10 »	16,1	9,7	4,9	8 Vorm.	15,3	1,0	1,3
12 »	16,1	9,7		12 »	17,5	2,0	5,3
1 Nachm.	16,1	**9,9**		1 Nachm.	17,8	2,0	7,9
2½ »	16,0	8,4	6,6	2 »	17,8	**2,2**	**11,1**
5 »	15,7	6,4	**14,7**	3 »	17,8	1,4	9,1
6 »	15,7	6,0	9,2				
						Erwärmt sich am folgenden Tag nicht mehr.	Erreicht am folgenden Tag Mittags 12 Uhr Maximum mit 15,6° C.

Vrolik und de Vriese, in welchem der Spadix in reinem Sauerstoff unter einer Glocke gehalten wurde, und Transpiration in dem dampfgesättigten Gase unterdrückt war.

Für den Blüthenstand von Arum italicum wurde von Dutrochet (l. c.) das Erwärmungsmaximum gleichfalls nicht immer genau in denselben Stunden, und bei verschiedenen Individuen sowohl in Morgen- als späten Nachmittagsstunden gefunden. Auch tritt das Maximum nicht genau zu derselben Zeit in verschiedenen Zonen desselben Spadix ein. In den nach Dutrochet's Methode am Blüthenstand von Philodendron pinnatifidum Schott angestellten Messungen fand Romer in zwei aufeinanderfolgenden Tagen das Erwärmungsmaximum zwischen 9 und 10 Uhr Abends.

In den mit Hülfe thermoelektrischer Nadeln von Dutrochet (l. c., p. 44) an Sprossen verschiedener Pflanzen angestellten Beobachtungen lag das Maximum in den im dampfgesättigten Raum gehaltenen Pflanzen zwischen 10 Uhr Morgens und 3 Uhr Nachmittags. Ich beschränke mich darauf, zur Charakterisirung der Lage des Maximums einige Zahlenwerthe mitzutheilen, die mit einem abgeschnittenen blühenden Stengel von Euphorbia lathyris gewonnen wurden, der am 4. Juni Abends in Wasser gestellt worden war. (Tab. s. p. 409.)

Die Beobachtungen von J. Schmitz[1]) an Knospen von Aesculus hippocastanum deuten gleichfalls auf ein Maximum, ohne ein solches zweifellos zu markiren.

Bei Aufenthalt von Topfpflanzen im Dunkeln fand Dutrochet mit dem Verschwinden der täglichen Erwärmungsperiode einen messbaren Temperaturüberschuss in den Sprossen nicht mehr, der sich bei Aufenthalt im Lichte aber wieder in der frühern Weise herstellte. Dieses Erlöschen der täglichen Periodicität tritt nach unserem Autor schneller in höherer

1) Ueber die Eigenwärme d. Pflanzen 1870, p. 20.

Zeit		Temperatur-überschuss gegenüber Luft °C.	Temperatur der Luft °C.
5. Juni	6 Vorm.	0,09	16,8
	1 Nachm.	**0,34**	17,5
	9 »	0,015	17,0
	10 »	0,00	17,0
6. Juni	6 Vorm.	0,00	16,2
	12 »	0,15	17,1
	1 Nachm.	**0,18**	17,2
	2 »	0,12	17,4
	8 »	0,00	16,8

Zwischen 10 Abends und 6 Morgens wurden keine Beobachtungen angestellt.

als in niederer Temperatur, übrigens in spezifisch ungleicher Weise ein. So fand Dutrochet die tägliche Erwärmungsperiode erloschen in Lactuca sativa am zweiten Tag, in Campanula medium am vierten Tag, in Cactus flagelliformis am zwölften Tag des Aufenthalts im Dunkeln.

Eine nähere Aufhellung dieser täglichen Periode der Erwärmung ist noch nicht versucht. Aus den mitgetheilten Thatsachen lässt sich jedenfalls entnehmen, dass die Ursache nicht in Transpiration, die ohnedies im Licht gesteigert wird (I, p. 148), ferner nicht in Assimilationsthätigkeit liegen kann, da auch die Keule der Aroideen eine ausgezeichnete Tagesperiode bietet. In wie weit vielleicht eine Senkung der Athmungsthätigkeit im Dunkeln (vgl. I, p. 376) die Ursache des Herabgehens der Eigenwärme während der Nacht wird, lässt sich nicht beurtheilen, denn eine solche Senkung ist selbst bei gleich bleibender Production von Wärme möglich, wenn gleichzeitig in der Pflanze wärmebindende Prozesse sich in vermehrtem Grade einstellen. Man könnte in dieser Hinsicht an das in der Nacht gesteigerte Wachsthum denken, doch kann in diesem nicht allein die Ursache im Spadix der Aroideen hängen, der in fast ausgewachsenem Zustand eine erhebliche Tagesperiode der Temperatur ergibt.

Aroideen. Die Erwärmung von Pflanzentheilen wurde von Lamarck[1]) am Blüthenstand von Arum maculatum entdeckt. In der Folge wurde dann die Wärmebildung der Aroideen vielfach untersucht, so ausser von den schon genannten Forschern u. a. noch von Senebier[2]), Göppert[3]), Garreau[4]). Die maximale Erwärmung, welche, wie schon mitgetheilt, sehr hohe Werthe erreichen kann, ist durchgehends auf nur kurze Zeit beschränkt, da die grosse Curve sehr steil verläuft und die Tagesperiode zudem das Maximum auf eine oder einige Stunden einschränken hilft. In jungen, noch ganz unentfalteten Blüthenständen ist nach den Beobachtungen Dutrochet's u. A. die Erwärmung nicht oder nicht viel höher als in anderen Pflanzentheilen. Die Blüthentheile selbst erwärmen sich in ungleichem Maasse, die Spatha erreicht einen nur mässigen Temperaturüberschuss, und wie aus der II p. 408 mitgetheilten Tabelle zu ersehen, erreicht bei Colocasia odora die Zone der sterilen Staubgefässe eine wesentlich höhere Eigenwärme als die fertilen Staubgefässe. Uebereinstimmend hiermit sind die von Vrolik und de Vriese an derselben Pflanze angestellten Beobachtungen, und auch nach den Erfahrungen an anderen Aroideen, insbesondere nach den von Dutrochet (l. c., p. 71) mit Arum maculatum angestellten Versuchen, scheint analoges Verhalten Regel, jedoch auch die nackte Keule zu hoher Erwärmung befähigt zu sein. Die Zone der weiblichen Blüthe erwärmt sich relativ weniger. Dutrochet fand u. a. für diese gegenüber der Luft einen Temperaturüberschuss von 1,4° C., während derselbe in den männlichen

1) Flore française 1878, Bd. 2, p. 538.

2) Physiologie végétale 1800, Bd. 3, p. 314.

3) Ueber Wärmeentwicklung in d. lebenden Pflanze 1832, p. 25. — Auch Hasskarl, Flora 1847, p. 463.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 16, p. 255.

Blüthen 4,9, in der Keule bis zu 8,25° C. betrug. Uebrigens erreichen die einzelnen Theile nicht gleichzeitig ihr Wärmemaximum (vgl. Tab. II, p. 408) [1]) und so erklären sich einige widersprechende Angaben, die auf Grund eines einmaligen Vergleichs der Temperatur verschiedener Theile des Blüthenstandes gemacht sind. Ohne solche Versuche einer Kritik zu unterziehen, sei hier noch bemerkt, dass die maximale Erwärmung in Keule und Staubgefässen der Aroideen kurz vor oder nach dem Verstäuben der Antheren beobachtet wurde.

In der Keule findet die hauptsächlichste Erwärmung in den peripherischen Gewebelagen statt. Als Huber (l. c., p. 283) diese bei Colocasia odora um eine Thermometerkugel gruppirte, fand er eine sehr erhebliche Eigenwärme, während das dem isolirten inneren Gewebecylinder angedrückte Thermometer die Temperatur der Luft anzeigte. Ein analoges Resultat erhielten mit derselben Pflanze Vrolik und de Vriese [2]), die eine Keule der Länge nach spalteten und die Thermometerkugel der Schnittfläche, resp. der Aussenfläche anlegten. Ebenso stand das vermittelst eines Bohrlochs in der Mitte der Keule eingeführte Thermometer nur auf 4,5° C., während das der Oberfläche anliegende 10° C. anzeigte. Bei der guten Wärmeleitung der Metalle dürfte übrigens mit eingesteckten thermoelektrischen Nadeln immerhin annähernd die maximale Erwärmung der peripherischen Gewebe gemessen sein, mit denen ohnedies in den meisten Fällen die Löthstellen in Contact gestanden haben dürften.

Blüthen mancher anderer Pflanzen zeigen gleichfalls eine relativ ansehnliche Eigenwärme. So konnte Saussure [3]) in den frei in Luft befindlichen Blüthen von Cucurbita, Bignonia radicans und Polianthes tuberosa eine Temperaturerhöhung messen, während unter diesen Umständen die Blüthen verschiedener anderer Pflanzen hinter der Lufttemperatur zurückblieben. In diesen Versuchen benutzte Saussure eine Art Luftthermometer, dessen Kugel den Blüthentheilen angelegt wurde, während die Verschiebung des im engen Rohr befindlichen Wasser- oder Alkoholtröpfchens die Ausdehnung der Luft anzeigte. Dieser Index durchlief bei einer Erwärmung der abgesperrten Luft um 1° C. einen Weg von 2 cm. In Uebereinstimmung mit den Aroideen zeigte das in die männlichen Blüthen von Cucurbita melo-pepo eingeführte Thermoskop 4—5° C., das in die weiblichen Blüthen gesteckte ungefähr nur $^2/_3$ dieser Temperatur an. In den Blüthen von Bignonia und Polianthes betrug die Temperaturerhöhung nur Bruchtheile eines Grades.

Eine ansehnliche Wärmebildung beobachtete Caspary [4]) in den Blüthen von Victoria regia, in welcher das der Narbenscheibe angelegte Thermometer gegenüber der Luft einen Temperaturüberschuss von 3,0 bis 8,1° R., das zwischen die Staubgefässe geführte Thermometer 6,4—11,1° R. zeigte. Dieser Ueberschuss stieg sogar auf 8,7—12,2° R., als die Thermometerkugel zwischen die am ansehnlichsten sich erwärmenden Antheren gebracht war, während die Staminodien und Blumenblätter nur geringere Erwärmung ergaben. Die ansehnlichste Temperaturerhöhung tritt wohl allgemein in der geöffneten Blüthe ein, doch scheinen schon in den Blüthenknospen die Sexualorgane relativ viel Wärme zu entwickeln. Dutrochet [5]) fand nämlich in Blüthenknospen von Rosa centifolia, Papaver somniferum, Paeonia officinalis, während diese im dampfgesättigten Raum gehalten waren, eine Temperaturerhöhung erst dann, wenn die thermoelektrische Nadel durch die Blüthenhüllblätter hindurch bis in das Ovarium geführt war.

Ansehnlichere Temperaturerhöhung in Blüthen wird noch angegeben von Bory de St. Vincent [6]) für Pandanus utilis und Cannaceen (aus dem Schmelzen von den Staubgefässen angelegter Cacaobutter erschlossen), von C. H. Schulz [7]) für Cactus grandiflorus und Pancratium maritimum, von de Vriese [8]) für Cycas circinalis, von Poisson [9]) für Dion edule.

Andere Pflanzentheile. Aus den Messungen Dutrochet's (l. c., p. 44) an isolirt, jedoch

---

1) Die meisten Aroideen sind proterogyn; H. Müller, Befruchtung d. Blumen durch Insecten 1873, p. 72.
2) Annal. d. scienc. naturell. 1836, II sér., Bd. 5, p. 139 u. 145.
3) Annal. d. chim. et d. phys. 1822, Bd. 21, p. 296. 4) Flora 1856, p. 218.
5) Annal. d. scienc. naturell. 1840, II sér., Bd. 13, p. 81.
6) Journal de physique 1804, p. 289.
7) Die Natur d. lebendigen Pflanze 1828, p. 185.
8) Nach Unger, Anatomie 1855, p. 404.
9) Bullet. d. l. soc. bot. d. France 1878, Bd. 25, Nr. 3.

in dampfgesättigter Luft gehaltenen Pflanzentheilen mögen hier noch einige Zahlenangaben Platz finden, welche die mittelst Thermoelektrizität (vgl. II, p. 403) gefundene maximale Temperaturerhöhung (gegenüber der Lufttemperatur) angeben.

Stengelsprosse von	Zeit des Maximums	Beobachteter maximaler Temperaturüberschuss °C.	Lufttemperatur während des Maximums °C.
Rosa canina	10 Vorm.	0,21	22,0
Allium porrum	11 »	0,12	23,8
Euphorbia lathyris	12 »	0,34	17,5
Papaver somniferum	1 Nachm.	0,21	20,4
Campanula medium	2 »	0,31	16,2
Lactuca sativa	3 »	0,09	21,8

Die Versuche sind an in Wasser stehenden, abgeschnittenen Sprossen angestellt, in denen übrigens allmählich die Eigenwärme abnimmt.

In unreifen Früchten von Solanum lycopersicum und Persica vulgaris beobachtete Dutrochet (l. c., p. 83) einen Temperaturüberschuss von 0,06° C., resp. 0,08° C., während die reifen Früchte die Temperatur der Luft zeigten. Ebenso fand unser Autor in Wurzeln und Rhizomen keine Eigenwärme. Eine solche wurde indess in Hutpilzen des Genus Agaricus, Boletus und Lycoperdon, und zwar als höchster Temperaturüberschuss 0,45° C. in Boletus aereus gefunden.

Mittelst Zusammenhäufen konnte Göppert[2]) eine Erwärmung in Stengeln, Blättern, Brutzwiebeln, Früchten, Keimpflanzen etc. constatiren, und hiernach entwickeln alle Pflanzentheile Eigenwärme[3]). Das in 1 Pfund junger Pflanzen von Spergula arvensis eingeführte Thermometer zeigte u. a. eine Temperaturerhöhung von 9° R. an (Lufttemperatur 16,5° R). Bei Verwendung von 1 bis 3 Pfund trockener Samen ergaben die daraus erzogenen Keimlinge im Maximum einen Temperaturüberschuss: bei Erbsen 6,4° R., bei Klee 13,8° R. (Lufttemperatur 10,7—13,6° R). Keimpflanzen oder auch Blüthen, z. B. von Rheum, Umbelliferen, oder Blüthenköpfchen von Compositen, sind geeignete Objecte, um die Wärmebildung in zusammengehäuften Pflanzentheilen (vgl. II. p. 403) zu demonstriren. Natürlich kann auf diese Weise auch mit Blüthenständen von Arum eine ansehnliche Erwärmung erreicht werden.

Die Abhängigkeit der Erwärmung von der Sauerstoffathmung wurde schon von Huber[4]) angenommen, der ein Erlöschen der Eigenwärme fand, als er den Blüthenstand von Colocasia odora mit Oel oder Honig bestrich. Näher hat dann Saussure[5]) dargethan, dass mit dem Consum von Sauerstoff die Erwärmung steigt und fällt, dass demgemäss die Blüthenstände von Arum zur Zeit ihrer höchsten Erwärmung den meisten Sauerstoff consumiren, und der Verbrauch dieses Gases in der nur wenig sich erwärmenden Spatha geringer ist. Ebenso beobachtete dieser Forscher, wie früher (I, p. 351) mitgetheilt, den

1) An Lycoperdon giganteum beobachtete Eigenwärme Mac Nab (Bot. Ztg. 1873, p. 560).

2) Ueber Wärmeentwicklung i. d. Pflanze 1832. — Derartige Versuche stellten auch an Saussure, Mémoires d. Génève 1833, Bd. 6, p. 33; Wiesner (Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 135).

3) Es ist unverständlich, wie selbst an Aroideen von Göppert (Ueber Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 186) negative Resultate erhalten werden konnten. Uebrigens hat bald darauf (1832) Göppert seinen Irrthum verbessert.

4) Journal. d. physique 1804, p. 284.

5) Annal. d. chim. et d. phys. 1822, Bd. 21, p. 283. Dutrochet (Annal. d. scienc. naturell. 1840, II sér, Bd. 13, p. 6) sieht die Erwärmung als eine nothwendige Folge der Athmung an. — Während des Verlaufs der Blüthezeit verschwindet endlich die zuvor reichlich in der Blüthenstandsachse von Arum vorhandene Stärke (Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 293).

maximalen Sauerstoffconsum in den entfalteten Blüthen von Cucurbita etc., also in Entwicklungsphasen, in welchen die ansehnlichste Selbsterwärmung eintritt.

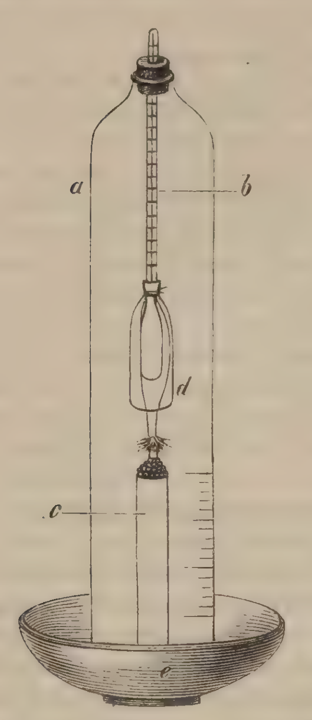


Fig. 42 (nach Garreau). Die undurchsichtige Taffethülle ist in der Zeichnung als durchscheinend behandelt.

In folgender Tabelle ist ein Versuch Garreau's[1]) mit Arum italicum mitgetheilt, in welchem gleichzeitig die Erwärmung und der stündliche Sauerstoffconsum bestimmt wurde. Durch den Tubulus der kleinen graduirten Glocke (*a* in Fig. 42), war ein Thermometer *b* geführt, das der Keule des von der Spatha befreiten und in die Eprouvette *c* eingesetzten Blüthenstandes von Arum italicum angelegt war. Keule und Thermometer waren von der Taffethülle *d* in der durch die Figur angezeigten Weise umschlossen. Zur Absorption der Kohlensäure war mit Kalilauge die Wandung der Glocke bestrichen, welche in die mit Wasser gefüllte Schale *e* eingestellt wurde. Aus dem Steigen des Wassers in der Glocke wurde der consumirte Sauerstoff berechnet. In dem mitgetheilten Versuche begannen die Beobachtungen am 9. Juni um 4 Uhr Nachmittags; Lufttemperatur 20⁰ C. (Tabelle s. unten.)

In diesen 6 Beobachtungsstunden wurden also 470 ccm Sauerstoff consumirt, während in den folgenden 18 Stunden, in denen die Eigenwärme des Blüthenstandes nur gering war, 300 ccm Sauerstoff verbraucht werden. Dass der höheren Erwärmung ein grösserer Sauerstoffverbrauch entspricht, zeigt sich auch, wenn aus obigem und zwei weiteren, in ähnlicher Weise ausgeführten und gleichfalls auf 6 Stunden ausgedehnten Versuchen Garreau's die pro Stunde sich ergebenden Mittelwerthe für Eigenwärme und Sauerstoffconsum, das Volumen des Blüthenstandes = 1 gesetzt, verglichen werden.

Beobachtungszeit	Temperaturüberschuss der Keule	Mitteltemperatur pro Stunde	Verbrauchter Sauerstoff	Volumen des Blüthenstandes = 1 gesetzt, sind folgende Multipla von 0 verbraucht
	°C.	°C.	ccm	ccm
4 Nachm.	2,5	3,5	45	10,0
5 »	4,5	6,1	70	15,5
6 »	7,7	8,6	95	21,1
7 »	9,5	10,2	140	31,1
8 »	11,5	9,8	85	18,9
9 »	8,5	5,7	35	7,7
10 »	3,0			

1) Mittlerer Temperaturüberschuss = 5,5° C., verbrauchter O pro Stunde = 16,1.
2) » » = 6,1° C., » » » = 16,2.
3) » » = 7,3° C., » » » = 17,3.

Für gekeimte Samen ist aus einigen Versuchen Saussure's[2]) und Wiesner's[3]) zu entnehmen, dass im Allgemeinen mit der Intensität der Athmung die Erwärmung steigt.

Mit Ausschluss des Sauerstoffgases sank die Temperatur, wie Vrolik und de Vriese[4])

1) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III ser., Bd. 16, p. 250.

2) Mémoir. d. Génève 1833, Bd. 6, p. 251, 558.

3) Versuchsstationen 1872, Bd. 15, p. 135.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1839, II sér, Bd. XI, p. 79. Diese Autoren fanden auch, wie leicht verständlich, dass in einem abgesperrten Cylinder mit dem Consum des Sauerstoffs die Temperatur des Blüthenstandes von Colocasia allmählich abnahm (Ebenda 1840, II sér, Bd. 14, p. 360).

in den mit Colocasia odora in Stickgas ausgeführten Experimenten fanden, auf die Wärme der umgebenden Luft. Wie äusserst gering die durch intramoleculare Athmung in Keimlingen etc. entwickelte Wärme ist, ergibt sich aus den im folgenden Paragraph mitgetheilten Versuchen.

In wie weit der Temperaturüberschuss von gesteigerter partiärer Pressung des Sauerstoffs abhängig ist, muss noch mit Rücksicht auf das Verhältniss zwischen partiärer Pressung des Sauerstoffs und Athmungsintensität (I, p. 373) näher untersucht werden. Vrolik und de Vriese[1]) fanden allerdings den in Sauerstoff gehaltenen Spadix von Colocasia odora bis zu 5° C. wärmer, als den in Luft gehaltenen Blüthenstand, doch wirkte offenbar auf diesen die Wasserverdampfung in höherem Grade abkühlend, als auf den anderen, in dampfgesättigtes Sauerstoffgas gebrachten Blüthenstand. Uebrigens führt nach J. Schmitz[2]) die Verdrängung der Luft durch Sauerstoffgas eine merkliche Temperaturerhöhung der Knospen von Aesculus hippocastanum herbei.

Quellende Samen erwärmen sich zunächst merklich durch die Verdichtung des Imbibitionswassers (I, p. 26), um dann auch Wärme durch die bald beginnende Athmungsthätigkeit zu produciren. Demgemäss stieg in Versuchen Wiesner's[3]) mit der Wasserzufuhr die Temperatur quellender Samen, um nun zunächst wieder abzunehmen, weiterhin aber allmählich zu dem von der Athmung abhängigen Hauptmaximum sich zu erheben.

Gelenke von Mimosa. Einer näheren Aufhellung bedarf noch das Verhalten der Bewegungsgelenke von Mimosa pudica, die nach Bert[4]) kälter als die Stengeltheile, und die diesen gleich temperirte Luft sind, in einer Reizbewegung sich aber ein wenig erwärmen, ohne die Temperatur des Stengels zu erreichen. Diese Erwärmung mag wohl durch Umsatz von mechanischer Arbeit (Wasserströmung etc.) in Wärmebewegung zu Stande kommen, während die niedere Temperatur der Gelenke vielleicht, wie Bert meint, auf einen Wärme consumirenden Process in den Gelenken hindeutet. Eine Folge von Transpiration kann hier nicht wohl vorliegen, da Bert dieses Verhalten auch an den unter einer Glocke gehaltenen Pflanzen fand; ferner dürften elektrische Ströme in der Pflanze die Ursache nicht sein, da die fragliche Differenz auch gefunden wurde, wenn zwischen die Pflanzentheile und die thermoelectrische Nadel Seidenpapier gebracht war. Die Höhe der Temperaturdifferenz ist nicht anzugeben, da Bert die Graduirung des angewandten Apparates (zur Messung der Thermoelektricität diente ein sehr empfindlicher Multiplicator) versäumte.

Wärmebildung durch intramoleculare Athmung.

§ 87. Während durch den ausgedehnten Stoffumsatz in der Gährung die Flüssigkeit einen erheblichen Temperaturüberschuss gewinnen kann, wird ausserdem bei Ausschluss des Sauerstoffs durch intramoleculare Athmung eine so geringe Menge freier Wärme gebildet, dass dieselbe erst bei besonderer Sorgfalt von Eriksson[5]) nachgewiesen werden konnte. In reinem Wasserstoffgas ergaben nämlich gegenüber todten Objecten zusammengehäufte Keimlinge, Blüthen und Früchte nur einen Temperaturüberschuss von 0,1—0,3° C.[6]), während unter gleichen Bedingungen dieselben Pflanzentheile bei Zufuhr von Luft sich hoch erwärmten. So zeigten in Wasserstoffgas Keimlinge von Cannabis sativa einen

1) L. c. 1839, p. 77. 2) Ueber d. Eigenwärme d. Pflanzen 1870, p. 51.

3) Versuchsstationen 1872, Bd. 15, p. 138.

4) Mémoires d. l'Académie d. Bordeaux 1870, Bd. 7, p. 43. Eine kurze Mittheilung Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 895.

5) Diese Beobachtungen sind mittlerweile publicirt in Unters. aus d. botan. Institut in Tübingen 1881, Heft 1, p. 105.

6) Pasteur's Angabe, dass sich Früchte und fleischige Wurzeln durch intramoleculare Athmung erheblich erwärmen, sind jedenfalls irrig (Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 1056, Étude s. l. bière 1876, p. 261).

Temperaturüberschuss von 0,1°C., der mit dem Durchleiten der Luft in 3 Stunden auf 4,6°C. stieg, für Keimlinge von Raphanus sativus wurde die bezügliche Eigenwärme ohne und mit Sauerstoff zu 0,2, resp. 5,7° C., für Keimlinge von Arum maculatum zu 0,3°C., resp. 16,5°C. gefunden. Eine geringe Eigenwärme trat aber in allen Versuchen bei gänzlichem Mangel des Sauerstoffs ein, bei der Geringfügigkeit dieses Temperaturüberschusses lässt sich aber nicht entscheiden, ob ein bestimmtes Verhältniss zwischen der mit und ohne Sauerstoff erreichten Temperaturerhöhung besteht. Die Resultate sprechen übrigens eher dagegen, doch wurde wenigstens ein Temperaturüberschuss von 0,3° C. nur mit Keulen von Arum maculatum erreicht, die bei Zuleitung von Luft die höchste Eigenwärme unter allen Versuchsobjecten entwickelten.

Bei Alkoholgährung tritt so ansehnliche Erwärmung ein, dass in 500 ccm einer 10procentigen Zuckerlösung, bei allerdings lebhafter Gährung, ein Temperaturüberschuss von 3,9° C. von Eriksson beobachtet wurde. Der nachlassenden Gährung halber begann die Erwärmungscurve nach Erreichung eines Maximums wieder zu fallen. Ohne Gährthätigkeit verhält sich die Hefe wie andere Pflanzen, wie Versuche ergaben, in denen mit etwas (nicht vergährungsfähigem) Milchzucker versetzte, breiartige Hefe die Füllmasse von Hohlkügelchen aus Papier bildete, die analog wie Keimlinge behandelt wurden. In Wasserstoffgas wurde jetzt ein Temperaturüberschuss von 0,2° C. erhalten, der auf 1,2° C. beim Durchleiten von Luft sich steigerte.

War auch nicht daran zu zweifeln, dass die schon lange bekannte Erwärmung in der Alkoholgährung bei Ausschluss von Sauerstoff zu Stande kommt, so wurde doch der strenge Nachweis erst durch Versuche Eriksson's geliefert, in denen Luft gänzlich abgeschlossen war. Ein Durchleiten von Luft durch die sauerstofffreie, in einem ungefähr 500 ccm fassenden Glasballon befindliche Gährflüssigkeit brachte eine merkliche Erwärmung nicht zu Wege, doch können kleine Differenzen allerdings in der Versuchsanstellung entgangen sein. Dieses Resultat ist offenbar Folge des geringen Einflusses, den Durchlüftung auf die Gährthätigkeit einer an sich gährtüchtigen Hefe hat (I, p. 368). Die Erwärmung entstammt der Spannkraft, die disponibel wird, wenn Zucker in Alkohol und Kohlensäure zerspalten wird. Nach einer annähernden Berechnung von Fitz[1]) würde die bei Vergährung einer 18procentigen Zuckerlösung actuell werdende Energie ausreichen, um die Flüssigkeit um 21° C. zu erwärmen, wenn jeder Wärmeverlust nach Aussen vermieden wäre[2]).

Voraussichtlich wird auch in den Spaltpilzgährungen bei Ausschluss des Sauerstoffs Wärme producirt, doch sind bestimmte Untersuchungen in dieser Richtung nicht ausgeführt[3]).

Die Versuche Eriksson's mit Keimlingen etc. sind in dem Fig. 40 (II, p. 403) abgebildeten Apparate ausgeführt, indem nach Verdrängung der Luft durch Wasserstoff das Zuleitungsrohr mit Quecksilber gesperrt wurde und so der sich intramolecular bildenden Kohlensäure den Austritt gestattete, während die Zuleitung bei *c* gänzlich geschlossen war. Die genaue Einstellung der Temperatur in den Apparaten wurde erreicht, indem ein mit todten und ein mit lebenden Objecten gefülltes Gefäss unter einer Glocke sich befanden, in der die

---

1) Bericht d. chem. Gesellschaft 1873, Bd. 6, p. 57. Ueber die zu beachtenden, wärmebindenden und wärmeerzeugenden Prozesse ist diese Arbeit zu vergleichen, ferner Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 55, u. Ueber Wärmetönung bei Fermentwirkung in Sitzungsb. d. Bair. Academ. 1880, p. 129.

2) Brefeld (Landwirth. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 300) erwähnt Temperaturerhöhungen der Gährflüssigkeit um 12—15 Grad.

3) Popoff (Botan. Jahresb. 1875, p. 286) spricht von geringer Erwärmung in der Sumpfgasgährung.

Temperatur genügend lange vollkommen constant gehalten wurde. Von kleinen Mengen Sauerstoff, die allenfalls in den Versuchsobjecten zunächst verblieben, kann die geringe Erwärmung nicht herrühren, da dieselbe sich Tage lang constant erhielt, um weiterhin, mit dem Nachlassen der Kohlensäureproduction, zu sinken. Dieses, und der sorgfältige Schluss der Apparate garantiren auch, dass nicht etwa dauernd von Aussen zutretende geringe Mengen Sauerstoff die Erwärmung verursachten.

Die Temperatur des Pflanzenkörpers unter normalen Bedingungen.

§ 88. Die Temperatur des Pflanzenkörpers hängt in erster Linie von äusseren Verhältnissen ab, unter denen, ausser der Luft-, resp. Wassertemperatur, die Insolation als erwärmender Factor, Transpiration und Wärmeverlust durch Leitung und Strahlung als abkühlende Factoren eine hervorragende Rolle spielen. Diese und andere Factoren influiren aber nicht in derselben Weise auf verschiedene Pflanzentheile, und so wird der Regel nach die Wurzel anders als der Stamm, ein beschatteter Ast anders als ein besonnter Ast temperirt sein. Damit wird aber wieder zwischen den ungleich erwärmten Gliedern ein Wärmeaustausch durch Leitung und durch Wasserströmung erzielt, der für den Temperaturzustand eines Pflanzentheils mehr oder weniger ins Gewicht fallen kann.

Ein zarter Pilzfaden wird natürlich verhältnissmässig schnell die Temperatur des umgebenden Mediums annehmen, während sich auf diese ein massiver Baumstamm nur langsam einstellt und unter constanten äusseren Verhältnissen einen Gleichgewichtszustand erreicht, in welchem u. a. die Wärmeabgabe nach der kälteren Wurzel und die Abkühlung durch Zufuhr kühleren Wassers aus dem Boden mehr oder weniger mitwirkende Factoren sind. Bei dem stetigen Wechsel der äusseren Bedingungen bildet sich natürlich ein stationärer Temperaturzustand im Pflanzenkörper nicht aus.

Von abkühlenden Ursachen ist schon in den vorigen Paragraphen die Wasserverdampfung genannt, welche zumeist die Eigenwärme der Pflanzentheile eliminirt und ein mit allen den für die Transpiration maassgebenden, inneren und äusseren Ursachen veränderlicher Factor ist. Da in der Transpiration der umgebenden Luft Wärme entzogen wird, so erfolgt eine Abkühlung dieser, welche auch durch directe Messungen verschiedentlich constatirt wurde. Die Verzehrung von Kohlensäure, überhaupt der Gastausch, hat gleichfalls einen gewissen, doch im Allgemeinen weniger bedeutungsvollen Einfluss auf den Temperaturzustand des Pflanzenkörpers.

Durch Besonnung werden insbesondere massigere Pflanzentheile sehr oft höher als die blanke Kugel des Thermometers erwärmt. So stieg u. a. in Versuchen Askenasy's[1]) das zwischen die Blätter von Sempervivum alpinum geführte Thermometer bis 52° C. (Schattentemperatur 28,1° C.), während das den insolirten Blättern von Gentiana cruciata angepresste Thermometer nur 35° C. anzeigte, und diese Temperatur ergab sich auch, als die Thermometerkugel

---

1) Bot. Ztg. 1875, p. 441. In Experimenten Rameaux's (Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér, Bd. 19, p. 21) zeigte das mit seiner Kugel in einen besonnten dünnen Ast gesteckte Thermometer 33° C., bei directer Insolation der Kugel aber 24° C. an. In einem schon dickeren Pflaumenbaum fand Becquerel (Compt. rend. 1858 Bd. 47, p. 717) bei Insolation eine Temperatur von 37° C.

zwischen die Rasen dicht gedrängt wachsender Aubrietia deltoidea geführt war. In insolirten Fettpflanzen kommen also der Tödtungstemperatur nahe Temperaturgrade zu Stande, und diese würden vielleicht factisch erreicht werden, wenn nicht durch die mit der Erwärmung steigende Transpiration eine schützende Abkühlung erzielt würde. Diese ist relativ ansehnlicher an weniger massigen Pflanzenblättern, die einmal deshalb und auch der gegenüber dem Volumen grösseren, wärmeausstrahlenden Oberfläche halber eine niedere Temperatur in der Sonne annehmen.

Ausserdem kommen für die Erwärmung durch Insolation Färbung, Stellung, Behaarung der Blätter und andere Factoren in Betracht, die mit Bezug auf diesen Gegenstand noch keiner umfassenden Untersuchung unterworfen sind. Dass ein verhältnissmässig hoher Procentsatz der zugestrahlten Wärme von den Pflanzenblättern absorbirt wird, geht aus den Untersuchungen N. J. C. Müller's [1]) hervor, in denen, nach der Wirkung auf eine Thermosäule beurtheilt, verschiedene Baumblätter 0,4 bis 0,5, der von einer Petroleumflamme ausgesandten Strahlen passiren lassen.

Eine Abkühlung der Pflanzentheile führt die Ausstrahlung von Wärme herbei, durch welche, wie Wells [2]) und Boussingault [3]) fanden, die Temperatur des Rasens um 7—8° C. niederer als die der Luft ausfallen kann. Eine so weitgehende Temperaturerniedrigung kommt übrigens nur in heiteren Nächten und bei relativ trockner Luft zu Stande, da Wolken oder Nebel, bis zu einem gewissen Grade schon der Wärmestrahlen absorbirende, unsichtbare Wasserdampf, die Wärmestrahlung gegen den kalten Weltenraum vermindert, indem diese Umstände, natürlich auch künstlich erzeugter Rauch, gleichsam wie ein schützendes Gewand wirken. Durch solche Abkühlung können allerdings Pflanzen bei einer Lufttemperatur über Null geschädigt werden (II, § 93), anderseits aber wird durch diese Abkühlung, die bekanntlich nur in heiteren Nächten reichliche Thaubildung veranlasst [4]), welche, hinsichtlich der Wasserzufuhr, insbesondere für Pflanzen trockner Standorte bedeutungsvoll ist, und durch die mit der Condensation des Wasserdampfs verbundene Erwärmung einer allzuweit gehenden Abkühlung der Pflanzentheile vorgebeugt.

Die Wasserbewegung in der Pflanze hat natürlich Einfluss auf den Temperaturzustand, erniedrigt z. B. die Temperatur eines Stammes, wenn das von den Wurzeln nach den Blättern beförderte Wasser kühler als die Luft ist. Rameaux [5]) fand dem entsprechend einen insolirten Stamm, in welchem ein Wasserstrom sich zu den transpirirenden Blättern bewegte, im Inneren um 10° C. kühler, als einen anderen Stamm, dessen Aeste getödtet worden

---

1) Botan. Untersuchung. 1877, Bd. I, p. 233. Vgl. auch dieses Buch Bd. I, p. 217, ferner Maquenne, Compt. rend. 1875, Bd. 80, p. 1357 u. 1878, Bd. 87, p. 943; Emery, Annal. d. scienc. naturell. 1873, V sér, Bd. 17, p. 195.

2) Annal. d. chim. et d. physique 1817, Bd. 5, p. 196;

3) Boussingault, Landwirthschaft, übers. von Graeger 1851, II. Aufl. p. 401, u. Agronom., Chim. agricole u. Physiol. 1861, Bd. 2, p. 380. Vgl. ferner Tyndall, Fragmente a. d. Naturwissenschaften, übers. v. Helmholtz 1874, p. 232, und Maquenne, Compt. rend. 1875, Bd. 80, p. 1357.

4) Ausser den oben citirten Schriften vgl. Jamin, Naturforscher 1879, p. 140.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér, Bd. 19, p. 23. Dahin gehört auch die Beobachtung Th. Hartig's (Botan. Jahresb. 1874, p. 760), dass mit der Entfaltung der Knospen die Temperatur im Innern des Stammes sinkt.

waren. Zwischen beiden stellte sich aber eine fast übereinstimmende Temperatur her, als dem zuvor belaubten Stamme die Aeste genommen wurden.

Die Wärmefortpflanzung in der Pflanze ist von der Leitungsfähigkeit der Wandungen, der Massenbewegung von Wasser und Gasen, der Gestaltung und Vereinigung der Elementarorgane und noch verschiedenen anderen Umständen abhängig [1]). Abgesehen von äusseren Rindeschichten, wird es sich im Allgemeinen um trockene Wandungen im Inneren der Pflanze nicht handeln, in welchem allerdings lebendige und luftführende todte Elementarorgane vereint zu sein pflegen. In trockenem, sowie in wasserdurchtränktem Holze scheint der Regel nach, auch ohne Mitwirkung eines Wasserstromes, die Wärme besser in longitudinaler, als in transversaler Richtung geleitet zu werden. Dieserhalb wird im Allgemeinen im Winter, während die Transpiration unterdrückt ist, das Innere des Stammes nicht ganz so tief als die Luft abgekühlt werden, indem von den im wärmeren Boden befindlichen Wurzeln aus Wärme zugeleitet wird. Doch wird hiermit eine merkliche Erwärmung dünner Stammtheile und Aeste kaum noch erzielt werden.

Auch das feuchte Holz ist nur ein mässig guter Wärmeleiter, und deshalb dauert es längere Zeit, bis die Wärme in das Innere eines Baumes vordringt. So trat z. B. in Versuchen Hartig's [2]) die von der gesteigerten Tagestemperatur herrührende maximale Temperaturerhöhung im Grunde eines 20 cm tiefen Bohrlochs einer Eiche erst gegen Mitternacht, in einem 4 cm tiefen Bohrloch gegen 6 Uhr Abends ein.

Versuche über die Wärmeleitungsfähigkeit trockenen Holzes wurden von de la Rive und de Candolle [3]), Tyndall, Knoblauch [4]) und Sowinsky [5]) angestellt. Letzterer operirte ausserdem mit angefeuchtetem und mit frischem Holz. In letzterem Falle waren in grösseren Prismen aus frischem Holz in bestimmten Abständen Bohrlöcher angebracht, in die Quecksilber und ein Thermometer gebracht wurde, in anderen Versuchen dieses und der anderen Forscher kam Senarmont's Methode in Anwendung, welche auf das Fortschreiten des Schmelzens eines Wachsüberzugs von einem erwärmten Punkt aus basirt. Sowinsky fand das Verhältniss der Wärmeleitungsfähigkeit in transversaler und longitudinaler Richtung zwischen 1 : 1,15 (Querus robur) und 1 : 1,43 (Carpinus betulus). Die Differenz scheint der Regel nach um so grösser zu sein, je besser ein Holz die Wärme leitet.

Sowinsky hat sowohl Hölzer gefunden, die im feuchten, als andere, die im trocknen Zustand die Wärme besser leiten. Im feuchten Zustand sollen im Allgemeinen die Hölzer mit geringerem spezifischen Gewicht ein besseres Wärmeleitungsvermögen besitzen. Mit dem Alter tritt nach Sowinsky sowohl Vermehrung, als Verminderung der Leitungsfähigkeit ein. — Die Rinde erwies sich durchgehends gegenüber dem Holz als schlechterer Wärmeleiter.

Es kann nun nicht die Aufgabe sein, hier näher zu discutiren, wie sich unter den in der Natur gebotenen, stets wechselnden Verhältnissen die Temperatur im Pflanzenkörper gestaltet; übrigens stimmen mit den thatsächlichen Erfahrungen [6]) die Schlussfolgerungen, welche aus den Combinationen der wesentlich

---

1) Vgl. auch Bd. I, p. 22.

2) Bot. Jahresb. 1873, p. 508. Anderweitige Beobachtungen und fernere Literatur bei Göppert, Die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 160.

3) Annal. d. Physik u. Chem. 1828, Bd. 14, p. 590.

4) Ebenda 1858, Bd. 105, p. 623. 5) Bot. Jahresb. 1875, p. 773.

6) Aeltere Literatur bei Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 687, u. Göppert, Die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 138. — Von anderer Literatur nenne ich Rameaux,

maassgebenden Factoren sich ergeben. Wasserpflanzen, ebenso in Luft befindliche, weniger massige Pflanzentheile, werden sich im Allgemeinen schnell auf die in einer bestimmten Constellation angestrebte Temperatur einstellen. In den schwächeren, in Luft befindlichen Pflanzentheilen werden dafür aber auch die Temperaturextreme ansehnlicher sein, als in einem Stamme, in dessen Innerem die täglichen Maxima und Minima der Lufttemperatur nicht erreicht werden. Doch ist der Stamm im Allgemeinen erheblicheren, täglichen und jährlichen Temperaturschwankungen unterworfen, als die im gleichmässiger temperirten Boden befindliche Wurzel. Wird nun auch wegen der höheren Temperatur der Wurzel dem Stamme im Winter Wärme durch Leitung zugeführt, so kann sich derselbe dennoch bei anhaltender Kälte sehr tief abkühlen, und Hartig fand u. a. die Temperatur eines in das Innere geführten Thermometers bis auf —13° C. herabgehend in einem Winter, in welchem häufig die Lufttemperatur auf —15 bis 22° C. sank. Die Gründe, welche das Stamminnere im Sommer gewöhnlich unter der Lufttemperatur halten, sind schon vorhin mitgetheilt worden.

Abschnitt II. **Production von Licht.**

§ 89. Die Fähigkeit, Lichtstrahlen auszusenden, ist bis dahin nur für einzelne niedere Organismen mit Sicherheit bekannt, doch dürfte die Zahl der Beispiele durch weitere Nachforschungen sicher noch vermehrt werden. Von einheimischen Pilzen leuchtet Rhizomorpha, die nunmehr durch R. Hartig als ein Mycelgeflecht von Agaricus melleus erkannt ist, und dieses Mycelium verursacht das schon im Alterthum beobachtete Leuchten des Holzes. Während der Fruchtkörper von Agaricus melleus nicht leuchtet, sendet gerade jener bei manchen anderen Hutpilzen Licht aus, so bei dem am Fusse alter Stämme von Oliven und anderen Bäumen in Südeuropa vorkommenden Agaricus olearius, an dem besonders die Lamellen, jedoch gelegentlich auch Hut und Stiel, phosphoresciren [1]. In wärmeren Ländern scheinen verschiedene leuchtende Hutpilze vorzukommen [2], so nennt Rumph [3] den auf Amboina wachsenden Agaricus igneus Rumph, Gaudichaud [4] den auf Manila beobachteten Agaricus noctilucens Lev., Gardner [5] den Agaricus Gardneri (Brasilien), und Drummond [6] fand in Neuholland verschiedene, nicht näher bestimmte Hutpilze, die Licht aussandten. Ferner sind nach Pflüger [7] Bacterien die Ursache des Leuchtens, das faulendes

l. c., Hartig, Bot. Jahresb. 1873, p. 507, u. 1874, p. 760; Ebermayer Die physikal. Einwirkung d. Waldes auf Luft u. Boden 1873, Bd. 1, p. 119; Breitenlohrer, Bot. Ztg. 1877, p. 415.

1) Das Leuchten dieses Pilzes wurde im vorigen Jahrhundert von Batarra entdeckt (cit. bei Ludwig, Ueber die Phosphorescenz d. Pilze u. d. Holzes. Dissertation 1874, p. 9), darauf näher von Tulasne (Annal. d. scienc. naturell. 1848, III sér. Bd. 9, p. 341) und besonders Fabre (ebenda 1855, IV sér, Bd. 4, p. 179) untersucht. Das Leuchten beginnt schon im jugendlichen, noch nicht fertig entwickelten Hymenium und erlischt mit dem Zerfall der Gewebe. Während des Lebens leuchten auch die Schnittflächen.

2) Vgl. E. Fries, Epicrisis systematis mycologici 1836—38, p. 210.

3) Herbarium amboinense 1750, Bd. 6, p. 130.

4) Citirt bei F. Ludwig, l. c., p. 9. 5) Flora 1847, p. 756.

6) Ebenda, 1847, p. 756. — Als leuchtend wird auch Thelephora coerulea DC. (Auricularia phosphorea Sow.) angegeben. Link, Elementa philosoph.-botanic. 1824, p. 394.

7) Archiv f. Physiologie 1875, Bd. 11, p. 223.

Fleisch von Fischen und anderen Thieren zuweilen bietet. Auch ist hier eine in Schleim eingebettete, ungefärbte Oscillaria anzureihen, die Meyen[1]) einst reichlich als leuchtende Masse im atlantischen Ocean beobachtete. Weiter dürften nach Ehrenberg[2]) Diatomeen des Genus Chaetoceras und Discoplea zu Lichtentwicklung befähigt sein.

Die Lichterscheinung gleicht am meisten dem Leuchten des Phosphors im Dunkeln, und wie an diesem, kann man an Rhizomorpha und Agaricus olearius ein Auf- und Abwallen beobachten, das zuweilen bis zu zeitweisem Erlöschen sich steigert. An diesen beiden Pilzen ist die Lichtentwicklung immerhin ausreichend, um auf einige Entfernung hin bemerkbar zu sein, und auf eine Distanz von etwa 1000 Schritt konnte ich in dunklen Nächten noch das Licht stark leuchtender Exemplare von Agaricus olearius wahrnehmen. Gardner gibt sogar an, dass er bei dem von einigen Exemplaren des Agaricus Gardneri ausgesandten Lichte habe lesen können.

Das Licht dieses Agaricus Gardneri hat nach dem oben genannten Autor einen grünlichen, das von Agaricus igneus nach Rumph einen bläulichen Ton, der vielleicht auch dem jedenfalls nicht auffallend gefärbten Licht von Rhizomorpha und Agaricus olearius zukommt. Es dürften also wohl gewiss in demselben alle Strahlen des sichtbaren Spectrums vertreten sein, doch mögen immerhin die blauen und stärker brechbaren Strahlen dominiren, welche nach Ludwig[3]) allein in dem von Rhizomorpha ausgesandten Licht vorhanden sein sollen.

Die Lichtentwicklung ist durchaus an die Lebensthätigkeit gekettet, erlischt mit dem Leben und den Eingriffen, welche nur vorübergehend die Thätigkeit sistiren. Insbesondere bedürfen alle bis dahin untersuchten Organismen, Rhizomorpha[4]), Agaricus olearius[5]) und auch die Fleisch leuchtend machenden Bacterien[6]) des Sauerstoffs zur Lichtentwicklung, die also von der normalen Athmungsthätigkeit abhängig ist. In der That fällt auch das Leuchten der Pilze mit Entwicklungsstadien zusammen, in denen die Athmung sehr energisch ist. Fabre[7]) fand u. a., als er den Hut von Agaricus olearius in Sauerstoffgas brachte, dass ein leuchtendes Individuum in 36 Stunden bei 12° C. für 1 g Pilzsubstanz 4,41 ccm Kohlensäure producirte, während nur 2,88 ccm in derselben Zeit von einem nicht leuchtenden Exemplar gebildet wurden, doch producirten in einem anderen, bei niederer Temperatur angestellten Versuche ein leuchtendes und ein

---

1) Physiologie 1838, Bd. 2, p. 202.

2) Die das Funkeln und Aufblitzen d. Mittelmeeres bewirkenden unsichtbaren kleinen Lebensformen 1874, p. 3. (Aus Festschrift d. Gesellschaft naturf. Freunde in Berlin.)

3) L. c., p. 23. Der geringen Lichtstärke halber sind Täuschungen bei spectroskopischer Prüfung schon möglich. Agassiz' Meinung, das von faulendem Holz ausgehende Licht sei mittelst des Prismas nicht zu zerlegen, ist jedenfalls irrig (Ludwig, l. c.). — Das Licht von Lampyris und Pyrosoma liefert nach Secchi (Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 321) ein fortlaufendes Spectrum, in welchem die rothe und violette Zone nur schwach hervortreten.

4) Nees von Esenbeck, Nöggerath u. Bischoff in Nova Acta d. K. Leopold.-Carol. Academ. 1823, Bd. 11, Thl. 2, p. 667, 694. Dass für Leuchten des Holzes Luftzutritt nöthig ist, constatirten übrigens schon Boyle, Dessaignes (Journal d. physique et d. chimie 1809, Bd. 59, p. 29) und Pl. Heinrich (die Phosphorescenz d. Körper 1811, p. 334).

5) Annal. d. scienc. naturell. 1855, IV sér, Bd. 4, p. 190.

6) Pflüger, l. c. p. 223. 7) L. c., p. 193.

nicht leuchtendes Exemplar ungefähr gleiche Kohlensäuremengen. Auf eine gewisse Steigerung der Athmung in reinem Sauerstoff würde es also hinweisen, wenn in diesem Gase das Leuchten ansehnlicher als in Luft ist, wie Fabre [1]) für Agaricus olearius, Nees, Nöggerath und Bischoff [2]) für Rhizomorpha angeben.

Es bedarf aber natürlich specifischer Eigenschaften, um durch die Athmungsthätigkeit Lichtschwingungen zu erzeugen, die bei viel intensiver athmenden Pflanzentheilen, auch bei ebenso energisch wie Agaricus olearius athmenden Pilzen, nicht zu Stande kommen. Auch ist die Lichtentwicklung keineswegs an eine besondere Erwärmung der Pflanzen gebunden, ja an Agaricus olearius konnte Fabre (l. c., p. 196) in seinen allerdings nicht sehr feinen Messungen einen Temperaturüberschuss nicht entdecken.

In den zum Leuchten befähigten Pflanzen wird die Lichtentwicklung von äusseren Verhältnissen in analoger Weise beeinflusst, wie andere Functionen des Organismus. Dass aber wiederum das Leuchten nicht schlechthin mit der Athmung steigt und fällt, würde aus den Beobachtungen Ludwig's [3]) hervorgehen, nach denen für Rhizomorpha bei 25—30° C. ein Optimum der Lichtentwicklung besteht, während die Athmungscurve bis gegen die Tödtungstemperatur steigt. Das Minimum liegt für Rhizomorpha tief, da Ludwig bei 4—5° C. schwaches, Brefeld [4]) noch bei 1—2° C. starkes Leuchten fand. Dieses fehlte bei Agaricus olearius nach Fabre [5]) bei 3—4° C., war aber bei 10° C. schon ansehnlich. Die obere Temperaturgrenze ist noch nicht sicher ermittelt, da in den bezüglichen Versuchen Fabre's, v. Humboldt's und Ludwig's [6]) vielleicht Schädigungen der Objecte eintraten. Nach Ludwig (l. c., p. 25) wurde das Leuchten der Rhizomorpha vorübergehend sistirt, als die Temperatur plötzlich von 40° auf 10° C., nicht aber, als sie von 30° C. auf 15° C. erniedrigt wurde.

Das Leuchten entspringt also einer besonderen Thätigkeit in lebendigen Zellen, die von vorausgegangener Beleuchtung unabhängig ist, sofern die Pflanze im Dunkeln ihre Functionen vollziehen kann. So leuchtet die in tiefer Finsterniss, z. B. in Bergwerken, entwickelte Rhizomorpha [7]), und Fabre (l. c., p. 185) fand keinen Unterschied in der Leuchtkraft der im Dunkeln und der im täglichen Beleuchtungswechsel gehaltenen Theilhälften eines Agaricus olearius. Ebenso bringen die Bacterien des leuchtenden Fleisches im Dunkeln Lichtentwicklung zu Stande [8]).

Durch welche besonderen Vorgänge in den lebendigen Zellen Lichtentwicklung erzielt wird, ist unbekannt. So muss es auch unentschieden bleiben,

---

1) L. c., p. 191.

2) L. c., p. 693. Nach Dessaignes (l. c., p. 29) soll das Leuchten in reinem Sauerstoff nicht gesteigert werden, ebenso nicht nach Heinrich (l. c., p. 332), der indess bei Compression der Luft durch eine Quecksilbersäule von 28 Zoll eine merkliche Zunahme des Leuchtens bemerkt haben will.

3) Ueber die Phosphorescenz d. Pilze u. d. Holzes 1874, p. 25.

4) Botan. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 170. — Bei Temperaturen um 0° beobachteten schon Leuchten Heinrich (l. c., p. 325) und Baco (cit. bei Ludwig, l. c. p. 25).

5) L. c., p. 187. 6) Die Literatur ist bei Ludwig p. 25 citirt.

7) Vgl. Ludwig, l. c., p. 26. Die Angabe Tulasne's, dass Rhizomorpha, und die Delile's, dass Agaricus olearius am Tage nicht leuchten, beruhen auf Irrthum.

8) Pflüger, Archiv f. Physiolog 1875, Bd. 10, p. 277. — Vgl. auch Lassar, ibid. 1880, Bd. 21, p. 104.

ob es sich um Production eines Stoffes handelt, der mit Zutritt des Sauerstoffs ohne weiteres Zuthun des lebendigen Organismus leuchtet[1]. Wahrscheinlich ist dieses freilich nicht, da mit Hemmungen oder Vernichtung der Lebensthätigkeit das Leuchten sofort sistirt wird.

Das schon im Alterthum bekannte Leuchten des Holzes[2]) wurde, als abhängig von einem darin lebenden Pilze, schon von Retzius, Al. v. Humboldt[3]) u. A. angesprochen, und in der Folge ist dann das Leuchten der Rhizomopha durch Nees von Eesenbeck, Nöggerath und G. Bischoff[4]), J. Schmitz[5]), Tulasne[6]), Ludwig[7]) und Brefeld[8]) näher untersucht. Die Lichtentwicklung findet auch in der vom Holze getrennten, wie Brefeld zeigte, auch in der in Wassercultur gezogenen Rhizomorpha statt, und ist am ansehnlichsten in den jüngeren Theilen, um in älteren Partien ganz zu verschwinden. An den jungen Spitzen leuchten auch die Schnittflächen, und eine besonders intensive Lichtentwicklung kommt auch gelockerten und frei hervorwachsenden Mycelfäden zu (Schmitz, Ludwig, Brefeld). Indem diese im Holze sich vertheilen, machen sie scheinbar die ganze Masse desselben leuchtend, doch konnte Ludwig immer erkennen, dass nur in den Pilzfäden Licht entwickelt wurde.

Man kann sich leicht leuchtendes Holz verschaffen, wenn man Wurzelstücke von Kiefern, welche an der durch Agaricus melleus erzeugten Harzsticke leiden, in einen feuchten Raum hält; übrigens siedelt sich Rhizomorpha auch im Holze anderer Bäume an. Zuweilen ist in noch ziemlich frisch aussehendem Holz, in anderen Fällen in schon weiter verwestem Holz das Leuchten zu bemerken. Ob alles Leuchten nassfaulen Holzes durch Rhizomorpha veranlasst wird, ist noch nicht genügend untersucht, und jedenfalls muss die Möglichkeit ins Auge gefasst werden, dass gelegentlich auch die Lichtentwicklung von in Holz lebenden Spaltpilzen ausgehen könnte[9]).

Die vielfachen älteren Angaben über Lichtentwicklung, insbesondere über blitzartiges Leuchten von Blüthen, Blättern und anderen Pflanzentheilen[10]), beruhen theilweise gewiss auf Täuschungen, doch mag ihnen auch gelegentlich eine thatsächliche Lichterscheinung zu Grunde gelegen haben, und z. B. die als Elmsfeuer bekannten elektrischen Ausströmungen könnten ja gelegentlich an Pflanzen zu Stande kommen. Welche Bewandtniss es mit dem Leuchten des Milchsaftes von Euphorbia-Arten hat, das Mornay, Martius u. A. angeben[11]), muss gleichfalls näher geprüft werden, übrigens sind, wie erwähnt, nicht wenige oxydable organische Körper unter bestimmten Bedingungen zur Lichtentwicklung befähigt.

Das gelegentlich in früheren Zeiten unter die Lichtentwicklung gestellte Leuchten am Protonema von Schistostegia[12]) ist nur eine Folge einer Strahlenbrechung, wie sie auch in

---

1) Thatsächlich besitzen nach Radziszewski (Annal. d. Chem. 1880, Bd. 203, p. 330, Bericht d. chem. Gesellschaft 1877, Bd. 10, p. 321) nicht wenige Stoffe die Eigenschaft, in alkalischer Lösung bei Sauerstoffzutritt schon in gewöhnlicher Temperatur zu leuchten. Das wird u. a. auch mit Cholin und Neurin erzielt, wenn ein wenig dieser Körper in Toluol gelöstem Leberthran zugesetzt wird. — Phipson (Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 547), will allerdings aus Leuchtorganen von Thieren, wie auch aus faulendem Fleisch, einen bei Sauerstoffzutritt leuchtenden Körper isolirt haben. Doch macht die kurze Mittheilung über dieses Noctilucin den Eindruck, als ob Irrthümer nicht gerade ausgeschlossen wären.

2) Literatur bei Pl. Heinrich, Die Phosphorescenz der Körper 1811, p. 312.

3) Vgl. Agardh, Allgem. Biologie d. Pflanzen 1832, p. 179; de Candolle Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 680 Anmkg. — Widerspruch erhebt u. a. Hartig, Bot. Ztg. 1855, p. 148.

4) Nova Acta d. K. Leop.-Carol. Acad. 1823, Bd. 11, 2, p. 605.

5) Linnaea 1843, Bd. 17, p. 523.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1848, III sér., Bd. 9, p. 348.

7) Ueber d. Phosphorescenz d. Pilze u. d. Holzes 1874.

8) Bot. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 170.

9) Vgl. Pflüger, Archiv f. Physiologie 1875, Bd. 11, p. 223.

10) Literatur bei E. Fries, Flora 1859, p. 178; Meyen, Physiolog. 1838, Bd. 2, p. 200. — Senebier (Physiol. végétal. 1800, Bd. 3, p. 315) will ein phosphorisches Leuchten am Spadix von Arum maculatum beim Einbringen in Sauerstoffgas bemerkt haben.

11) Literatur bei Meyen, l. c., p. 203.

12) Vgl. Unger, Flora 1834, p. 33.

Thautropfen beobachtet wird. Auch gehört nicht hierher das Aufflammen des Blüthenstandes von Dictamnus bei Annäherung eines brennenden Körpers, das durch eine Explosion der mit ausgedünstetem ätherischen Oel geschwängerten Luft veranlasst wird [1].

Abschnitt III. **Elektrische Ströme in der Pflanze.**

§ 90. Die mannigfachen chemischen und physikalischen Vorgänge in der Pflanze dürften wohl dauernd Störungen des elektrischen Gleichgewichts erzielen, und wenn in dieser Hinsicht auch keine tiefere Einsicht gewonnen ist, so lassen doch die vorliegenden Erscheinungen vermuthen, dass in der thätigen Pflanze verschiedenwerthige Gewebecomplexe untereinander elektrische Differenzen bieten, die sowohl an verletzten als auch an unverletzten Theilen nachgewiesen wurden.

Beim Anlegen unpolarisirbarer Thonstiefel-Elektroden fand Kunkel [2]), dass unter sonst gleichen Bedingungen die Blattrippen sich positiv gegen das Mesophyll verhielten, d. h. dass im ableitenden Bogen die positive Elektrizität von den Rippen gegen die grüne Blattfläche strömte. Dabei kommt der Mittelrippe dicotyler Blätter die stärkste Spannung zu, da sie sich schwach positiv gegenüber den dünneren Seitenrippen verhält, an welchen die Verzweigungspunkte relativ stark positiv wirksame Stellen sind. Diese an Laubblättern verschiedener Dicotylen gefundenen Regeln dürften wohl auch für Blätter monocotylischer Gewächse gelten, an denen Untersuchungen nicht angestellt wurden.

Mit Obigem stimmen die elektrischen Spannungen im Blatte von Dionaea muscipula, wie sie Munk [3]) kennen lernte, darin überein, dass die Mittelrippe sich positiv gegenüber der Lamina verhält, in der, so wie in der Mittelrippe, die elektrischen Spannungen nicht überall dieselben sind, wie es ja auch für andere Blätter zutrifft. Speziell im Blatte von Dionaea ist nach Munk der positivste Punct am Ende des hinteren Drittels der Mittelrippe, von der Basis der Blattlamina ab gerechnet, gelegen, und gegenüber diesem verhalten sich andere Punkte der Mittelrippe um so mehr negativ, je weiter entfernt sie von dem positivsten Punkte sind. Auf senkrecht gegen die Mittelrippe gerichteten Querlinien nimmt die negative Spannung gegenüber der Mittelrippe mit der Entfernung von dieser zu bis zu einem Maximum, um weiter gegen den Blattrand hin wieder abzunehmen. Die durch Verbindung dieser negativsten Punkte erhaltene Linie läuft der Mittelrippe nahezu parallel, nähert sich also an Basis und Spitze der Lamina dem Blattrande.

Zu beiden Seiten der Mittelrippe sind die elektrischen Spannungen symmetrisch vertheilt, so dass der Vergleich zweier correspondirender Punkte der beiden Blatthälften keine elektrischen Differenzen liefert. Dieses von Munk für das Blatt von Dionaea gefundene Verhalten mag wohl auch für andere, in dieser

---

1) Richtig gedeutet von Ingenhousz, Versuche mit Pflanzen, übers. von Scherer, 1786, Bd. 1, p. 191.

2) Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 2. — Nachträglich erschien diese Arbeit mit einigen Zusätzen in Pflüger's Archiv f. Physiologie 1881, Bd. 25, p. 342.

3) Die elektrischen und Bewegungs-Erscheinungen am Blatte der Dionaea 1876, p. 37, Separatabz. aus Archiv f. Anatom. u. Physiol. von Reichert u. du Bois-Reymond. Vgl. Fig. 31, in Bd. I, p. 235.

Hinsicht nicht näher geprüfte, symmetrisch gestaltete Blätter gelten. Mit dem Blatte von Dionaea haben die von Kunkel untersuchten Blätter anderer Pflanzen gemeinsam, dass die Ober- und Unterseite sich wesentlich gleich verhalten, zwischen zwei opponirten Punkten beider Seiten also keine oder keine wesentliche Spannung besteht.

Höher und tiefer gelegene Punkte junger Stengeltheile scheinen nach Kunkel (l. c., p. 6) unter normalen Bedingungen keine bestimmte Spannungsdifferenz zu bieten, doch fällt dieses vielleicht auf die Gleichwerthigkeit der verglichenen Gewebe, da Kunkel (l. c., p. 11) zwischen dem Blattstielgelenk von Mimosa und einem der an der Insertionsstelle dieses Gelenks dem Stengel entspringenden Stachel eine elektrische Differenz immer fand, und eine solche wird auch bemerklich, wenn die eine Elektrode dem Querschnitt, die andere der unverletzten Epidermis oder einem durch einen Längsschnitt frei gelegten Gewebe des Stengels angelegt wird.

Nach den Erfahrungen Ranke's[1]) und Velten's[2]) wird im ableitenden Bogen zumeist ein von der unverletzten Epidermis zum Querschnitt circulirender Strom angezeigt, während nach Abtragung der Epidermis oder der tiefer liegenden Gewebe durch einen Längsschnitt gerade umgekehrt ein Strom vom künstlichen Querschnitt zum künstlichen Längsschnitt geht. Diesen meist stärker und constanter auftretenden Strom hat Ranke den starken oder wahren Pflanzenstrom, den bei unverletzter Epidermis erhaltenen den falschen Strom genannt. Im Uebrigen fanden die genannten Forscher, analog wie beim Muskel, dass im prüfenden Kreise kein Strom angezeigt wurde, wenn symmetrische Punkte des Querschnitts oder Längsschnitts unter sich verbunden wurden, während im anderen Falle ein Strom bemerklich war, der u. a. am Querschnitt im ableitenden Bogen von den der Mittelachse näheren Punkten zu den von der Achse entfernteren Punkten ging.

Obige Regeln haben freilich Ausnahmen, da Ranke u. a.[3]) am Blattstiel und Blüthensiel von Nymphaea alba den im Ableitungsbogen vom Querschnitt zum Längsschnitt gerichteten Strom schon vor Verletzung der Epidermis, nach Entfernung dieser allerdings verstärkt fand. Den entgegengesetzten Strom, Ranke's falschen Strom, beobachtete dagegen Velten (l. c., p. 291) an den aus dem Wasser entnommenen Stengelabschnitten von Nasturtium officinale, sowohl vor als nach Anbringen eines Längsschnittes.

Verschiedene Ursachen, wie Verletzungen, mechanische Beugungen, Reizbewegungen, Wasserzufuhr können Stromschwankungen erzielen, die vielleicht bei keiner veränderten Thätigkeit in der Pflanze ganz ausbleiben. Als Kunkel (l. c., p. 3) zuvor einen Wassertropfen auf das Blattmesophyll brachte und dann nach kurzer Zeit die Elektroden anlegte, verhielt sich jetzt das Mesophyll positiv gegen die Blattrippe, doch stellte sich allmählich, wohl schon nach Minuten, die normale positive Spannung der Blattrippe wieder her. Dasselbe Verhalten wurde durch Wasserzufuhr erzielt, als die eine feuchte Thonstiefelelektrode kurze Zeit in Contact mit dem Mesophyll zugebracht hatte, bevor die andere Elektrode der Blattrippe angelegt wurde.

1) Sitzungsb. d. Bair. Academ. 6. Juli 1872, p. 181. 2) Bot. Ztg. 1876, p. 279.
3) L. c., p. 197. Vgl. auch Velten, l. c., p. 291.

Wird, während die Elektroden mit der unverletzten Epidermis in Contact bleiben, ein Stengel durchschnitten, so erfolgt nach Kunkel (l. c., p. 6) immer eine Veränderung, durch welche der von der verletzten Stelle fernere Punkt positiver gegen den anderen, der Verletzung näheren Contactpunkt wird. Der im stromprüfenden Kreis gemessene Ausschlag fällt im Allgemeinen um so ansehnlicher aus, je näher die eine Elektrode an die verletzte Stelle gerückt ist. und wenn von dieser die Elektrode 5—6 cm entfernt war, machte sich wohl auch keine Stromschwankung bemerklich, doch wurde in dieser Hinsicht spezifisch verschiedenes Verhalten der Stengeltheile beobachtet, und zumeist griff die Wirkung einer Verletzung in saftreichen frischen Theilen weiter um sich.

Analoge Resultate erhielt Kunkel bei Quetschungen und ebenso bei einfachen Beugungen des Stengels, indem auch in diesem Falle die der gebeugten Stelle nähere Elektrode negativer gegen die andere wurde. In allen Fällen ging der schnell, bei plötzlicher Verletzung schon in höchstens einer Secunde bis zum Maximum gesteigerte Ausschlag des Elektrometers baldigst wieder zurück, und allmählich, sofern die Bedingungen constant gehalten waren, wurde eine Annäherung an die frühere Gleichgewichtslage erzielt, die freilich nicht immer und bei Verletzungen der Regel nach nicht ganz erreicht wurde. Die Stromschwankungen werden also durch vorübergehende innere Zustandsänderungen bewirkt, die in diesen Experimenten zweifellos wesentlich oder ausschliesslich auf Wasserbewegungen beruhen. Dem entsprechend fiel bei mässiger Quetschung die Stromschwankung geringer aus, und bei langsamer Beugung blieb das Elektrometer fast vollständig in Ruhe, um aber einen Ausschlag anzuzeigen, wenn der Stengel plötzlich zurückschnellte.

Stromschwankungen während der durch Berührung veranlassten Reizbewegung sind von Munk (l. c., p. 128) am Blatte von Dionaea muscipula, von Kunkel (l. c., p. 11) an Mimosa pudica näher verfolgt und im Wesentlichen übereinstimmend für beide Pflanzen gefunden, während bei Dionaea die Elektroden der Mittelrippe an zwei Punkten anlagen, bei Mimosa in Contact mit der oberen Hälfte des Blattstielgelenkes, resp. mit dem neben der Einfügungsstelle dieses aus dem Stengel entspringenden Stachel standen. Der Regel nach zeigte der Messapparat zunächst einen schwächeren negativen Vorschlag, darauf einen ansehnlicheren positiven Ausschlag an, worauf der negative Rückschlag die frühere Gleichgewichtslage wieder herstellte, oder es waren, wie Kunkel öfters an Mimosa beobachtete, zuvor noch einige geringere Oscillationen bemerkbar. Der Vorschlag nahm bei Dionaea etwa 20 Secunden, die Rückkehr auf die Anfangsstellung etwa 1 Minute in Anspruch, während die ursprüngliche Gleichgewichtslage in den Experimenten Kunkel's im günstigsten Falle in 5 Minuten erreicht war. Auf Abweichungen von dieser Regel, welche sowohl Munk als Kunkel beobachteten, soll hier nicht weiter eingegangen werden.

Da solche Stromschwankungen auch eintraten, wenn eine Verschiebung der Elektroden sorgfältig vermieden und der vom ruhenden Blatt abgeleitete Strom vor der Reizung compensirt war, so handelt es sich also jedenfalls um eine wirkliche Aenderung des Spannungsunterschiedes. Die wesentliche Ursache dieser Stromschwankungen ist voraussichtlich in den ja thatsächlich sich in den gereizten Organen abspielenden Wasserbewegungen (II, § 52) gegeben, doch mögen auch immerhin noch andere, mit der Reizung verbundene Vorgänge

mitwirken. Wenn Munk bei Dionaea, trotz unterbleibender Bewegung, eine analoge Stromschwankung nach einer Reizung beobachtete, so ist daraus kein Beweis gegen eine Nichtbetheiligung der Wasserbewegung zu entnehmen, die wohl gewiss, sofern der Reiz wirksam war, bis zu einem gewissen Grade sich einstellte, so gut wie das ja der Fall ist, wenn das nach Einkrümmung strebende Gelenk von Mimosa an seiner Bewegung mechanisch gehemmt wird. An eine sichtbar werdende Bewegung eines Pflanzentheils ist auch die durch Quetschung eines Stengels erzielte Stromschwankung nicht gekettet.

Als eine Ursache elektrischer Ströme in Pflanzen sind bis dahin, wie aus Obigem hervorgeht, Wasserbewegungen, diese aber mit Sicherheit erkannt. Bekannt ist auch, dass durch Bewegung und Eindringen von Wasser in Capillaren, poröse Körper u. s. w.[1]) elektromotorische Kräfte gewonnen werden, und so kann es nicht Wunder nehmen, dass ebenso in der Pflanze durch Imbibition und Fortbewegung von Wasser in imbibirten Körpern Elektrizität erzeugt wird, und zwar sind in diesen Umständen, da Wasservorrath und Wasserbewegung dauernd thätig und variabel sind, Ursachen für Erzeugung und Schwankung elektrischer Spannungen in allen Pflanzen gegeben. Da aber wohl alle Aenderungen der Körper Störungen des elektrischen Gleichgewichts herbeiführen, so sind die vielfachen chemischen, physikalischen und mechanischen Vorgänge in der Pflanze mannigfache elektromotorische Ursachen, die natürlich nicht alle zu nachweisbaren elektrischen Spannungen führen müssen. Bei ungleicher Qualität und Thätigkeit der Zellen, resp. der Gewebe werden im Allgemeinen auch die elektromotorischen Kräfte different sein, und, wie mitgetheilt, pflegt zwischen verschiedenartigen Geweben eine Spannung zu bestehen, an der übrigens auch die Wechselwirkung von Zellen, resp. Geweben, einen weiteren oder entscheidenden Antheil haben kann, denn es ist ja wohl nicht daran zu zweifeln, dass z. B. dem Contact von sauer und alkalisch reagirenden Geweben (vgl. I, p. 316) eine gewisse elektromotorische Wirkung entspringen wird, die vielleicht auch durch Wechselwirkung zwischen Zellsaft und Protoplasma, sowie der Glieder des Protoplasmakörpers unter sich, erzielt wird. Anordnungen aber, die, einer elektrischen Batterie vergleichbar, zur Erzielung höherer elektrischer Spannungen bestimmt wären, sind bis dahin für Pflanzen nicht bekannt, in denen der Spannungsunterschied im Blatte von Dionaea muscipula nach Munk (l. c., p. 45) immerhin bis 0,07 Daniell, also fast so ansehnlich als in Muskeln, steigen kann.

Bei der derzeitigen Sachlage liegt jedenfalls kein Grund vor, mit Munk (l. c., p. 97) zu der Hypothese zu greifen, die Zellen des Parenchyms der Blattflügel und der Mittelrippe seien im Blatte von Dionaea mit Kräften ausgestattet, vermöge derer die positive Elektrizität von der Mitte der Zelle nach jedem der beiden Pole hingetrieben werde. Denn aus Munk's Discussion ist nicht einmal als erwiesen anzusehen, dass gerade allein in den genannten Zellen die zur Beobachtung kommenden elektromotorischen Kräfte erzielt werden, und die empirische Forschung wird zunächst zu erledigen haben, ob nicht vielleicht durch die ungleiche Betheiligung von Rippen und Parenchym an der Wasserbewegung die in diesen Geweben beobachteten elektrischen Differenzen zu Stande kommen. Noch weniger kann man Ranke's (l. c., p. 199) Hypothese irgend eine Berechtigung zugestehen, welche für die den Pflanzenkörper aufbauenden Moleküle zwei positive Polar- und eine negative Aequatorialzone fordert.

In soweit aus von der Lebensthätigkeit abhängigen Verhältnissen die elektomotorische Kraft entspringt, ist diese auch an das Leben gekettet. So fanden auch Ranke (l. c., p. 191) und Munk (l. c., p. 43) ein allmähliches Erlöschen der elektrischen Spannung mit dem Absterben der Pflanzentheile, bei plötzlicher Tödtung durch heisses Wasser oder Alkohol konnte aber Velten (l. c., p. 296) noch einige Zeit in Stengelstücken elektrische Ströme nachweisen, die also durch vom Leben unabhängige Vorgänge erzeugt werden müssen.

Abgeschnittene Blätter zeigten in den Versuchen Munk's und Kunkel's (l. c., p. 3) gleiche elektrische Spannungen wie die in Verband mit dem Stengel gebliebenen Blätter. In den unverletzten Stengeltheilen mag vielleicht der vom künstlichen Querschnitt zum künst-

---

1) Vgl. Wüllner, Physik 1872, II. Aufl., Bd. 4, p. 642; Edlund, Annal. d. Phys. u. Chem. 1879, N. F., Bd. 8, p. 119, u. ebenda 1880, Bd. 9, p. 95.

lichen Längsschnitt gerichtete Strom schon vorhanden sein und der von der unverletzten Epidermis zum Querschnitt zielende Strom diese umgekehrte Richtung besonderen Eigenschaften der Epidermis verdanken. Jedenfalls ist aber nicht zu vergessen, dass, was bis dahin nicht streng erwiesen ist, die Verletzung, resp. die damit modificirte Wechselwirkung der Organe, auch die an der Wundfläche gesteigerte Transpiration, Bedeutung für die Richtung und Ausgiebigkeit des Stromes haben könnten[1]. Eine bemerkenswerthe elektromotorische Ursache ist in der aus verletzten Zellen ausfliessenden Flüssigkeit, resp. in deren Wirkungen nicht zu suchen, da auch nach dem Abspülen der Schnitte die von Ranke und Velten beobachteten Ströme auftreten. Ferner fand Velten (l. c., p. 292), dass ein Bestreichen der Schnittflächen mit etwas verdünnter Natronlauge keinen erheblichen Einfluss auf den im Ablenkungsbogen nachweisbaren Strom hatte, auch wenn hierdurch zuvor sauer reagirende Gewebe alkalisch gemacht wurden. Die Wechselwirkung zwischen sauer und alkalisch reagirenden Geweben ist also jedenfalls die wesentliche Ursache dieser Pflanzenströme nicht, wie schon die Erfahrung Ranke's zeigt, dass dieselben an verletzten Pflanzenstengeln in gleicher Weise zwischen den in ihrer Reaction nicht von einander abweichenden Geweben circuliren.

Bei der derzeitigen Sachlage schien eine nur ganz kurze Behandlung der elektrischen Leistungen in der Pflanze um so mehr ausreichend, als nach den vorliegenden Erfahrungen eine weitere Bedeutung dieser schwachen elektrischen Ströme in der Pflanze nicht bekannt ist, und nach der Wirkung von Elektrizität auf Pflanzen schwache Ströme keinen merklichen Einfluss auf die Functionen üben, die uns im Wachsen, Bewegen u. s. w. entgegentreten. Bei näherer Kenntniss der Causalität der elektrischen Spannungen in der Pflanze könnten übrigens dieselben und ihre Schwankungen zur Markirung des Verlaufs der bedingenden Vorgänge Bedeutung erlangen.

Da gewöhnlich elektrische Differenzen zwischen Luft und Boden bestehen, so dürften dieserhalb auch elektrische Spannungen in der im Boden eingewurzelten Pflanze erzeugt werden, welche überhaupt in der Ausgleichung der elektrischen Differenzen zwischen Boden und Luft eine Rolle mitspielen wird.

Eine Darlegung der zum Nachweis elektrischer Ströme in der Pflanze angewandten Methoden unterlasse ich, da sich diese den in der Thierphysiologie angewandten Methoden anschliessen und z. B. in Fick's medicinischer Physik zu finden sind. In Kürze erwähne ich hier nur, dass Ranke und Velten (l. c., p. 277) ein Meissner-Meyerstein'sches Elektrogalvanometer, Munk (l. c., p. 36) die Wiedemann'sche Bussole mit aperiodisch gemachtem Magnete, Kunkel (l. c., p. 1) das Lippmann'sche Capillar-Elektrometer benutzten. Der Contact mit den Pflanzentheilen wurde durch unpolarisirbare Thonstiefel-Elektroden hergestellt, deren Thon mit etwas Kochsalzlösung (Munk), Salpeterlösung oder auch nur mit Brunnenwasser (Kunkel) angeknetet war. Die näheren Vorsichtsmaassregeln, um beim Krümmen der Pflanzentheile den sicheren Contact zwischen diesen und den Elektroden zu erhalten, sind bei Munk und bei Kunkel (l. c., p. 5, 11) nachzusehen.

In historischer Hinsicht sei nur kurz bemerkt, dass von Buff[2], Heidenhain[3], Wartmann[4], Becquerel[5], Hermann[6] elektrische Ströme in verletzten Pflanzentheilen constatirt, jedoch von fast allen diesen Autoren als nicht in der unverletzten Pflanze präexistirend angesehen wurden. Burdon Sanderson[7] entdeckte dann die elektrische Spannung im unverletzten Blatte von Dionaea, über die näherer Aufschluss erst durch Munk's Untersuchungen gewonnen wurde. Auf diese, sowie die Arbeiten von Kunkel, Ranke und Velten, ist obige Darstellung basirt.

---

1) In abgeschnittenen Blättern von Vallisneria spiralis fand Velten (l. c., p. 294) erst einen nachweisbaren Strom, nachdem dieselben einige Zeit in Wasser gelegen hatten.

2) Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1854, Bd. 89, p. 76.

3) Studien d. physiol. Instituts zu Breslau 1861, Heft 1, p. 104. 4) Bot. Ztg. 1851, p. 308.

5) Annal. d. chim. et d. phys. 1851, III sér., Bd. 31, p. 40.

6) Pflüger's Archiv f. Physiologie 1871, Bd. 4, p. 155.

7) Proceedings of the Royal Society of London 1876—77, Bd. 25, p. 411, u. in den frühern, bei Munk (l. c., p. 31) citirten Aufsätzen. Vgl. auch die Kritik von Sanderson's Beobachtungen bei Munk (l. c., p. 123).

Kapitel X.

Schädliche und tödtliche Einwirkungen.

§ 91. Das Leben eines jeden Individuums ist naturgemäss zeitlich begrenzt, doch können manche Bäume, wie Wellingtonia und der Baobab, ein Alter von über 3000 Jahren erreichen, während die Lebensdauer mancher Pilze wohl auf einige Tage eingeschränkt sein dürfte. Die Lebensdauer ist aber immer von äusseren Verhältnissen mehr oder weniger abhängig, die bei extremer Einwirkung einen jähen Tod herbeiführen oder auch ein langsames Absterben des kränkelnden Organismus veranlassen können. Doch kann auch durch äussere Bedingungen das Leben gegenüber den normal in der Natur gegebenen Verhältnissen verlängert werden, denn u. a. wird die grosse Periode eines Schimmelpilzes bei niederer Temperatur über einen grösseren Zeitraum ausgedehnt, und die von der Eizelle ab bis zum Absterben eines einjährigen Gewächses gerechnete zeitliche Dauer wird prolongirt, wenn durch Austrocknen des Samens die Entwicklung während eines oder einiger Jahre gehemmt ist und dann erst wieder durch geeignete Bedingungen das latente Leben in Thätigkeit gesetzt wird. Sind aber nicht alle Functionen zum Stillstand gebracht (und wie früher [II, § 29] bemerkt, ist dieses der Fall, wenn durch Sauerstoffmangel, Chloroformirung, das Maximum überschreitende Temperatur u. s. w. einzelne Thätigkeiten sistirt werden), so wird endlich das Absterben der Organismen eintreten, das sich dann wohl auch früher einstellt, als in den normal functionirenden Pflanzen. Abnorme Verhältnisse vermögen eben Benachtheiligung, eventuell ein Absterben der Pflanzentheile herbeizuführen, und eine Folge dieses Umstandes ist es auch, dass z. B. an einem decapitirten Zweige das über der austreibenden Knospe befindliche Stück abstirbt.

Indem die Thätigkeit deprimirt oder in abnorme Bahnen gelenkt wird, kann also durch die verschiedensten äusseren Verhältnisse eine, nöthigenfalls zum Tode führende Schädigung des Organismus, resp. einzelner Glieder dieses, erzielt werden, doch lassen sich solche indirecte Tödtungen nicht streng von direct tödtlichen Wirkungen trennen. Schädigung oder Tödtung wird bekanntlich durch die mannigfachsten Umstände herbeigeführt, welche entweder auch in der Natur wirksam oder im Experimente herstellbar sind. Ich erinnere u. a. an Zerreissungen oder Quetschungen durch Sturm, Blitz u. s. w., an Schädigungen durch extreme Wirkungen der Temperatur und des Lichtes, durch Austrocknen, durch Mangel an Sauerstoff und überhaupt durch Mangel an anorganischen oder organischen Nährstoffen. Aber auch grössere Anhäufung von Nährstoffen kann nachtheilig werden, denn in einer zu concentrirten Nährlösung wird, schon der Plasmolyse halber, die Existenz einer Pflanze unmöglich, und ausserdem werden wohl auch direct schädliche Wirkungen ausgeübt, so dass z. B. durch höhere partiäre Pressung des Sauerstoffs (I, p. 373) oder der Kohlensäure der Tod herbeigeführt wird. Ueben Körper schon in geringer Dosis nach-

theiligen Einfluss, so pflegt man dieselben als Gifte zu bezeichnen. Giftig können freilich auch in grösserer Menge, wie bemerkt, unentbehrliche Nährstoffe wirken, und hinsichtlich dieser ist es bedeutungsvoll, in welcher Verbindung sie geboten sind, denn z. B. in einer durch Kali etwas alkalischen Nährlösung gehen phanerogamische Gewächse leicht zu Grunde (I, p. 254). Auch der Beeinträchtigung des Lebens durch vegetabilische oder animalische Parasiten ist zu gedenken.

Vielfach wird durch extreme Steigerung der Einwirkung solcher Agentien eine Benachtheiligung erzielt, die, in mässigem Grade angewandt, ohne Nachtheil oder gar nothwendig für den Organismus sind. Doch nicht in allen Fällen wird durch extreme Wirkungen der Tod herbeigeführt, so nicht in den das Austrocknen vertragenden Pflanzentheilen mit steigendem Wasserverlust, und die Spaltpilze scheinen durch keine noch so niedere Temperatur getödtet werden zu können. Bezeichnen wir den zum Tode führenden Grad der Einwirkungen eines Agens, der Temperatur, eines Giftes u. s. w., als »Ultramaximum«[1]), so wird ein solches zwar mit gesteigerter Wirkung nicht in allen Fällen, doch vielfach erreicht, wenn das Minimum oder Maximum der Grenzen, innerhalb welcher die Pflanze zu functioniren vermag, in genügendem Maasse überschritten wird. Temperatur, Licht, Nährstoffe u. s. w., die in gewissem Ausmaasse eine Existenzbedingung für den Organismus sind, liefern in dieser Hinsicht Beispiele, doch kann von einem Minimum, somit auch von einem Ultraminimum solcher Agentien nicht die Rede sein, deren Mangel für die Pflanze keine Bedeutung hat (vgl. II, § 29).

Wie die Receptivität überhaupt, hängt es auch von den spezifischen Eigenschaften des Organismus in hohem Grade ab, welche Einwirkungen Tödtung herbeiführen. Es sei nun daran erinnert, dass manche niedere Pflanzen, von den meisten höheren Pflanzen wenigstens die Samen, das für andere Organismen tödtliche Austrocknen vertragen. Da sich übrigens aus dem, was hinsichtlich der spezifischen Empfindlichkeit und der Einwirkung äusserer Agentien auf die Thätigkeit der Pflanze in § 28 (Bd. II) gesagt wurde, ohne Weiteres die auf extreme Einwirkungen bezüglichen allgemeinen Gesichtspunkte ableiten lassen, so kann auf den citirten Paragraphen verwiesen werden. Dass die gesammte Constellation der äusseren Verhältnisse für den Erfolg Bedeutung hat, lehren u. a. die im trocknen Zustand bedeutend höhere Temperaturextreme vertragenden Samen. Ferner sind die Bedingungen, unter welchen sich eine Pflanze entwickelte, für deren Widerstandsfähigkeit mehr oder weniger bedeutungsvoll, weiter verträgt sehr gewöhnlich der Organismus vorübergehend extreme Wirkungen, die bei längerer Dauer endlich den Tod herbeiführen. Endlich kann der schnelle Wechsel nachtheilig wirken, während ein langsamer Uebergang eine Accommodirung an die neuen Bedingungen gestattet, wie insbesondere die Pflanzen lehren, deren Tod durch zu schnelles Aufthauen herbeigeführt wird[2]).

---

1) Diese Bezeichnung ist eingeführt von Engelmann, in Handbuch d. Physiologie von Hermann, 1879, Bd. 1, p. 358.

2) Der Einfluss plötzlichen Wechsels äusserer Bedingungen ist noch nicht ausgedehnt untersucht. Durch plötzlichen Zutritt von Sauerstoff sollen die Bacterien der Buttersäuregährung (I, p. 381), durch Einbringen aus gewöhnlichem in destillirtes Wasser Schwärmsporen (II, p. 374) getödtet werden und nach A. Meyer (Lehrbuch d. Gährungschemie 1876,

Nicht selten werden, auch durch die in der Natur gegebenen Bedingungen, nur einzelne Theile des Pflanzenkörpers, z. B. oberirdische Organe, durch Frost getödtet. Ferner sterben normalerweise im Pflanzenkörper einzelne Theile ab, und deshalb haben die thatsächlich lebenden Partien eines an der Spitze fortwachsenden Torfmooses oder Rhizomes ein geringeres Alter als die von Beginn ab gerechnete vegetative Generation des Individuums[1]), dessen ältere Partien dem Tode anheimfielen. Ebenso erreicht keine einzelne Zelle das oft hohe Alter eines Baumes, der trotz der beschränkteren Lebenszeit einer jeden einzelnen Dauerzelle am Leben bleibt, weil durch Theilung des Bildungsgewebes immer neue Bürger des Zellenstaates producirt werden.

Da in diesem Buche die Pathologie[2]) der Pflanzen nicht behandelt wird, so ist auf die mannigfachen Erfolge nicht einzugehen, welche durch äussere Agentien erzielt werden, und insbesondere auf Parasiten gar keine Rücksicht zu nehmen. Im Folgenden soll auch nur gezeigt werden, welche extreme Steigerung der Temperatur, des Lichts, des Austrocknens der Organismus vertragen kann. Zunächst halten wir uns an diese auch unter natürlichen Verhältnissen gelegentlich eingreifenden Factoren, um dann in Kürze auf die tödtliche Wirkung chemischer Agentien hinzuweisen. Uebrigens sind in früheren Kapiteln öfters Mittheilungen über die schädlichen und eventuell tödtlichen Wirkungen gewisser Einflüsse gemacht worden.

Die Symptome der Tödtung machen sich bekanntlich durch Erschlaffung (sofern der Turgor wesentlich für Biegungsfestigkeit ist), Verfärbung, Austritt von Farbstoffen u. s. w. äusserlich bemerklich, ebenso in dem veränderten Aussehen des Protoplasmakörpers, der nunmehr die Exosmose der Farbstoffe des Zellsaftes nicht mehr hindert[3]) und Farbstoffe, die zuvor nicht eindringen konnten, aufspeichert. Auf das Aussehen des Protoplasmas hat begreiflicherweise auch die Art der Tödtung gewissen Einfluss, denn es ist ja nicht einerlei, ob Eiweissstoffe coagulirt werden, ob das einwirkende Agens eine lösende Wirkung auf das todte Protoplasma ausübt oder nicht u. s. w. Diese Besonderheiten[4]) brauchen wir indess nicht zu berücksichtigen, da die zuerst genannten Symptome den Tod untrüglich anzeigen und in zweifelhaften Fällen die Farbenspeicherung und die plasmolytische Contractionsunfähigkeit des Protoplasmas sogleich Aufschluss geben können.

Diese wesentlichen Veränderungen erfolgen, gleichviel durch welche Mittel die Tödtung erzielt wird, doch können unter Umständen die Eingriffe auch noch anderweitige Erfolge erzielen, z. B. indem sie die Qualität der Zellwand modificiren, deren Molecularstructur gleichfalls veränderlich ist[5]). Durch Beeinflussung der Zellhaut dürfte wohl auch erreicht sein, dass, wie de Vries[6]) fand, die Wurzeln von Stratiotes aloides nach halbstündigem Aufenthalt in 50° C. warmem Wasser, trotz der Tödtung des Protoplasmakörpers, noch straff waren, während sie in höherer Temperatur schlaff wurden. Die Tödtung selbst ist natürlich immer mit dem Tode des lebendigen Protoplasmaorganismus erreicht, der auch durchgehends viel leichter afficirt wird, als die Zellwand.

II. Aufl., p. 160) sind Essigsäurebacterien gegen plötzlichen Wechsel des Säuregehalts in der Flüssigkeit sehr empfindlich. Von schnellen plasmolytischen Variationen war p. 384 die Rede.

1) Auf die Frage, was ein Individuum zu nennen ist, habe ich nicht Veranlassung hier einzugehen.

2) Diese ist in jüngster Zeit von Frank, Die Krankheiten d. Pflanze, 1880, behandelt.

3) Bei gewisser vorsichtiger Einwirkung kann freilich der Protoplasmakörper getödtet werden, ohne dass die diosmotischen Eigenschaften der Plasmamembran modificirt werden. Vgl. I, § 7 u. 8.

4) Literatur hierüber bei Sachs, Flora 1864, p. 37; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 10; de Vries, Sur la mort des cellules végétales 1871, Separatabz. aus Archiv. Néerlandaises Bd. 6. — Hinsichtlich Chlorophyllkörner vgl. auch Haberlandt, Oestreich. Bot. Zeitschrift 1876, Bd. 26, Heft 8.

5) Vgl. Bd. I, § 6. 6) L. c., p. 7.

Einfluss höherer Temperatur.

§ 92. Durch genügende Erhöhung der Temperatur kann natürlich das Leben eines jeden Organismus vernichtet werden. Während aber in völlig ausgetrocknetem Zustande Pflanzen 100° C. und selbst 110° C. ertragen, hält keine mit Wasser durchtränkte Pflanze 100° C. auf die Dauer aus, und meist wirken schon viel tiefere Temperaturen tödtlich. Die Widerstandsfähigkeit der Organismen ist zwar in unzweifelhafter Weise spezifisch verschieden, eine genaue Fixirung des Ultramaximums ist indess kaum möglich, da dieses von verschiedenen Umständen, insbesondere auch von der Dauer der Erwärmung abhängt und dieserhalb eine vorübergehende Erhitzung auf Temperaturgrade ertragen wird, die bei längerer Einwirkung den Tod sicher herbeiführen. Auch kann eine Erwärmung derartige Nachtheile im Gefolge haben, dass erst weiterhin ein Absterben erfolgt, und Sachs [1]) fand u. a., dass eine vorübergehend in 51—52° C. warme Luft gebrachte Pflanze von Nicotiana rustica zunächst straff blieb, um nach 6 Tagen allmählich zu Grunde zu gehen.

Unter solchen Umständen ist die nicht völlige Uebereinstimmung der Resultate verschiedener Forscher verständlich, doch kommen die sorgfältigeren Versuche mit den Erfahrungen von Sachs [2]) und de Vries [3]) überein, nach denen phanerogamische Pflanzen, wenn sie, in Wasser untergetaucht, 10—30 Minuten lang auf 51—52° C. erhitzt werden, das Leben verlieren und vielfach schon bei 10 Minuten langem Erwärmen auf 45—46° C. getödtet werden. Den aus den Tropen stammenden Pflanzen scheint kaum eine bevorzugte Widerstandsfähigkeit zuzukommen, ebenso nicht, abgesehen von gewissen Spaltpilzformen, den kryptogamischen Gewächsen.

Manche Bacterienformen freilich halten, wie Pasteur [4]) fand, und wie Cohn [5]), Brefeld [6]) u. A. bestätigten, ein vorübergehendes und selbst ein 1—2stündiges Kochen aus, gehen aber bei länger anhaltender Siedetemperatur zu Grunde und sind nach Pasteur und Brefeld in wenigen Minuten getödtet, wenn die Flüssigkeit im zugeschmolzenen Rohr auf 105—110° C. erhitzt wird. Die so resistenten Bacillusformen wurden aber nach Cohn bei längerem Erwärmen der Flüssigkeit auf 60° C. gewöhnlich getödtet, doch reichte zuweilen eine während 3 bis 4 Tagen zwischen 70—80° C. gehaltene Temperatur nicht aus, um die Flüssigkeit zu sterilisiren. Uebrigens scheinen nur die Sporen (Dauerzustände) von Bacillus in solchem Grade resistent zu sein, da die schwärmenden

---

1) Flora 1864, p. 24. 2) L. c., p. 33.

3) Matériaux pour la connaissance de l'influence d. l. température sur les plantes 1870, p. 2. Separatabz. aus Archives Néerlandaises Bd. 5.

4) Annal. d. Chim. et d. Physique 1862, III sér, Bd. 64, p. 58; Étude sur la bière 1876, p. 34; Pasteur u. Joubert, Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 206.

5) Beiträge zur Biologie d. Pflanzen 1877, Bd. 2, p. 250.

6) Unters. über d. Spaltpilze 1878, p. 10. Separatabz. aus Sitzungsb. d. naturf. Freunde in Berlin (19. Febr. 1878). — Auch andere Forscher neuerer Zeit, wie Burdon-Sanderson, Samuelson, Gscheidlen u. A. constatirten, dass Bacterien enthaltende Flüssigkeiten nicht durch kurzes Kochen zu sterilisiren sind. (Vgl. Literatur bei Cohn, l. c.). Die ältere Literatur über diese mit der Frage der Urzeugung zusammenhängenden Experimente bei Pasteur 1862, l. c.

Zellen und Fäden dieses Spaltpilzes bei Erhitzen auf 50—55° C. nach Cohn getödtet werden. Immerhin sind auch diese relativ resistent, da Cohn noch Vermehrung zwischen 47—50° C., also in einer Temperatur fand, die auf andere Pflanzen in längerer Zeit der Regel nach tödtlich wirkt. Viele Spaltpilze haben indess eine so hohe Widerstandsfähigkeit nicht, denn nach A. Mayer und Knierim ertragen die Essigbacterien nur 45 bis 50° C., und nach Eidam[2]) reichte ein 3stündiges Erwärmen auf 51° C., ein 13 bis 14 stündiges auf 46° C. aus, um Bacterium termo zu tödten.

Die Beschaffenheit der Nährlösung hat übrigens Einfluss auf die Resistenz der Spaltpilze, und nach Nägeli[3]) kann die Lösung so hergestellt werden, dass für gleich langes Erwärmen die Tödtungstemperatur zwischen 30—110° C. zu liegen kommt. Nähere Mittheilungen fehlen bei Nägeli, und die Angabe Pasteur's (l. c.), dass die Bacterien in alkalischer Milch resistenter sind, als in saurer Milch, kennzeichnen offenbar nicht einen für alle Fälle gültigen Unterschied, da Cohn (l. c., p. 259) und Brefeld (l. c., p. 11), die mit anderen Nährlösungen experimentirten, eine vermehrte Resistenz in alkalischer Lösung nicht fanden.

Spezielle Untersuchungen haben auch noch zu entscheiden, in wie weit die veränderte Resistenz von dem directen Einfluss der Lösung auf gegebene Formen abhängt oder durch Erzielung widerstandsfähiger Culturformen bedingt ist. Indess scheinen häufig die in ungünstigem Nährmedium gehaltenen Organismen leichter durch Temperatur getödtet zu werden, und dieses kann auch für andere Pflanzen zutreffen, da nach Just[4]) die unter Wasser gehaltenen Samen bei Sauerstoffmangel leichter als bei reichlichem Sauerstoffzutritt durch Erhitzen geschädigt werden. In diesem Umstand, überhaupt in ungünstigen Bedingungen, liegt vielleicht die Ursache, dass, wie Sachs (1864, l. c.) fand, höhere, völlig turgescente Pflanzen in dampfgesättigter Luft durchgehends einige Grade mehr, als die in Wasser untergetauchten Individuen vertragen. Freilich ist nicht ermittelt, ob nicht die Körpertemperatur durch Transpiration etwas herabgedrückt war, und jedenfalls nehmen die Pflanzen im Wasser schneller als in Luft die Temperatur des umgebenden Mediums an, werden also bei gleicher Dauer des Versuches in ersterem Falle länger auf der maximalen Temperatur gehalten.

Die Widerstandsfähigkeit ist, wie bei Bacillus, auch für andere Pflanzen mit den Entwicklungsstadien veränderlich. Die noch in Ausbildung begriffenen Stengel, Blätter und Wurzeln werden im Allgemeinen nach Sachs[5]) und de Vries[6]) leichter getödtet, als die älteren gleichnamigen Organe, doch dürften Blattanlagen und Stengeltheile in den ruhenden Winterknospen widerstandsfähiger als während der folgenden Entwicklung sein. Auch sind nicht alle Elementarorgane in einem Pflanzentheil gleich widerstandsfähig, und de Vries fand u. a. nach vorübergehendem Erwärmen im Inneren eines Blattes von Agave americana lebende Zellen zwischen den getödteten.

---

1) Versuchsstation. 1873, Bd. 16, p. 325.

2) Cohn's Beiträge zur Biologie 1875, Bd. I, Heft 3, p. 220. Vgl. auch Horvath u. Cohn, ebenda 1872, Bd. I, Heft 2, p. 220.

3) Die niederen Pilze 1877, p. 30, 200.

4) Cohn's Beiträge zur Biologie 1877, Bd. 2, p. 346. 5) Flora 1864, p. 4.

6) Matériaux pour servir etc. 1870, p. 4; Sur la mort d. cellules végétales 1871, p. 25. Separatabz. aus Archives Néerlandaises, Bd. 6.

Die Gründe, warum eine Pflanze im turgescenten Zustand höheren Temperaturen besser widersteht als eine andere, sind unbekannt. Der Wassergehalt der Zellen allein kann nicht entscheidend sein, denn die verhältnissmässig sehr substanzreichen Samen sind nach völligem Aufquellen nicht erheblich resistenter als vegetative Pflanzentheile[1]). So ist es auch unwahrscheinlich, dass, wie Cohn (l. c.) meint, die Sporen von Bacillus ihre hohe Resistenz dem erschwerten Eindringen von Wasser verdanken, denn in Wasser gebildete Sporen werden schwerlich wasserfrei sein, und ölartige Inhaltsmassen, die Cohn als Ursache des Verhaltens anspricht, konnte Brefeld (l. c., p. 3 u. 10) nicht an den mit derber Zellhaut umkleideten Sporen bemerken. Ohnedies vermehrt sich dieser Spaltpilz in Temperaturen, die anderen Pflanzen tödtlich sind, und ist somit jedenfalls als ein, vermöge seiner Eigenschaften zur Ertragung relativ hoher Temperaturen geeigneter Organismus gekennzeichnet.

Auf die Dauer wird eine Pflanze begreiflicherweise nur in Temperaturen fortkommen, die das Maximum nicht erreichen, und endlich wird eine Pflanze zu Grunde gehen, wenn sie auf einer zwischen Maximum und Ultramaximum liegenden, direct nicht tödtlichen Temperatur gehalten ist. Die verschiedene Lage des Maximums (II, § 27), die schon erwähnte Vermehrung des Bacillus bei 47—50° C., also in einer für viele Organismen tödtlichen Temperatur, zeigen die spezifisch ungleiche Befähigung der Pflanzen an, und besonders sind heisse Quellen geeignet, die höchsten von Organismen auf die Dauer ertragenen Temperaturen zu kennzeichnen, um so mehr, als gerade die widerstandsfähigsten Organismen sich in dem fortwährend hoch temperirten Medium eingefunden oder wohl auch besonders resistente Formen mit der Zeit sich ausgebildet haben dürften. Nach zuverlässigen Beobachtungen dürften über 54° C. warme Quellen vegetabilische Organismen nicht mehr beherbergen, während bei Erwärmen durch Wasserdampf noch bei 60° C. Pflanzen fortzukommen scheinen.

Nach Cohn[2]), der die älteren Beobachtungen Agardh's (1827) im Wesentlichen bestätigt fand, treten im Wasser der Carlsbader Thermen zunächst Oscillarineen, jedoch erst da auf, wo das Wasser bis 53,7° C. abgekühlt ist. Zuerst macht sich Leptothrix bemerklich, mit etwas tieferer Abkühlung stellen sich andere Oscillarineen, auch Diatomeen und andere Algen ein. Uebereinstimmend damit fand Hoppe-Seyler[3]) auf den Liparischen Inseln Algen erst in dem auf 53° C. abgekühlten Thermalwasser und in den Euganeen war das lebende Algen beherbergende Wasser kaum über 50° C. warm. Am Rande von Fumarolen beobachtete dagegen Hoppe-Seyler Algen, die durch Wasserdampf sicher auf 60° C. erwärmt wurden. Nach Serres[4]) soll allerdings im Thermalwasser von Bex eine Alge noch bei 57° C. fortkommen. Auf verschiedene andere Angaben, nach welchen Organismen in viel wärmerem Wasser fortkommen, ist kein Gewicht zu legen, da offenbar kritische Untersuchungen fehlen und Täuschungen leicht möglich sind. Ich erinnere u. a. daran, dass Hoppe (l. c., p. 121) die Oberfläche eines Bächleins 44,3°—45° C. warm fand, während die tieferen Wasserschichten durch zufliessendes kühleres Wasser auf 25,1° C. gehalten wurden und Fischchen beherbergten, die wärmestarr wurden, wenn sie in die warme oberflächliche

---

1) Auch sind, wie schon Sachs (Flora 1864, p. 34) fand, für die Tödtung andere Umstände als die Coagulation des Eiweisses entscheidend, da das Leben nicht weniger Pflanzen schon bei einer Temperatur vernichtet wird, in der Eiweiss nicht gerinnt. Mit einer Coagulation der Eiweissstoffe wird freilich im Allgemeinen der Tod erzielt werden.

2) Flora 1862, p. 338. 3) Pflüger's Archiv f. Physiologie 1875, Bd. 11, p. 118.

4) Botan. Centralblatt 1880, p. 257.

Wasserschicht geriethen. Die Literatur über solche Angaben ist bei de Candolle (Pflanzenphysiologie 1835, Bd. 2, p. 662), Ehrenberg (Monatsb. d. Berlin. Acad. 1858, p. 493), Lauder-Lindsay (Bot. Ztg. 1861, p. 358), Hoppe-Seyler (l. c., p. 113) verzeichnet.

In fast noch höherem Grade entbehren die Angaben über das Vorkommen von Pflanzen in heissen Bodenschichten der nöthigen Kritik. Allerdings sind Erwärmungen des insolirten Bodens bis zu 70° C. beobachtet[1]), und nach Humboldt[2]) sollen an den warmen Quellen der Trinchera (Caracas) verschiedene Pflanzen ihre Wurzeln in Lachen getrieben haben, deren Temperatur auf 85° C. stieg, eine Angabe, die freilich zu Zweifeln Veranlassung gibt. Ob die durch Insolation erzielten hohen Bodentemperaturen auch in dem die Pflanzenwurzeln beherbergenden Erdreich eintreten, ob ferner die durch Transpiration sich abkühlenden Pflanzentheile so auffallend hohe Temperaturen annehmen, ist nicht näher untersucht[3]). Jedenfalls handelt es sich aber in solchem Falle nur um vorübergehende Erwärmung, die freilich in insolirten Theilen von Fettpflanzen bis 52° C., also auf Temperaturen steigen kann, welche bei längerer Dauer tödtlich werden (vgl. II, § 88). Uebrigens vermögen die durch Wassertropfen concentrirten Sonnenstrahlen locale Tödtungen des Pflanzengewebes herbeizuführen[4]).

Tödtungstemperaturen. Um Pflanzen in Luft zu erwärmen, kann der Fig. 15 (p. 126) abgebildete Heizapparat verwendet werden. Die Versuche mit Bacterien erfordern die nöthigen Vorsichtsmaassregeln, um den Zutritt von Keimen dieser Organismen abzuhalten. In seinen classischen Versuchen hat Pasteur diesen Abschluss namentlich durch Abschmelzen oder durch einen Baumwollenpfropf erreicht.

Als Belege sind nachstehend einige der von de Vries[5]) gewonnenen Zahlenwerthe mitgetheilt. Der Aufenthalt in hoher Temperatur dauerte hierbei 15 bis 30 Minuten, und zwar wurde entweder die Temperatur der umgebenden Luft, resp. des Bodens, oder die des Wassers bestimmt, in welches die Pflanzentheile eingetaucht waren. Die Columnen A geben die höchsten beobachteten nicht tödtlichen, B die niedersten tödtlichen Temperaturen an.

Versuche mit Topfpflanzen.

	Im Wasser		Im Boden		Beblätterter Stengel in Wasser	
	A	B	A	B	A	B
Zea mais	45,5 ° C	47,0 ° C.	50,1 ° C.	52,2 ° C.	46,0 ° C.	46,8 ° C.
Tropaeolum majus	45,5 »	47,0 »	50,5 »	52,0 »	44,1 »	45,8 »
Citrus aurantium	47,8 »	50,5 »			50,3 »	52,5 »
Phaseolus vulgaris	45,5 »	47,0 »	50,0 »	51,5 »		

Ausser in den schon citirten Arbeiten finden sich weitere Angaben u. a. bei Meyen (Physiologie 1838, Bd. 2 p. 313), Edwards und Colin (Annal. d. scienc. naturell. 1834, II sér., Bd. I, p. 263; Heinrich (Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 148 für Hottonia); Velten (Flora 1876, p. 212 für Vallisneria); Scheltinga (Bot. Jahresb. 1876 p. 719 Wasserpflanzen); J. Schmitz (Linnaea 1843, Bd. 17, p. 478 Sphaeria carpophila); M. Schultze (Protoplasma d. Rhizopoden und Pflanzenzellen 1863, p. 48 Beobachtungen am Protoplasma von Haaren u. s. w.; Strasburger (Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878 p. 61 für Schwärmzellen). Nach Kühne (Untersuch. über d. Protoplasma) gehen Plasmodien

1) Literatur bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 229, Vgl. auch de Candolle l. c., Sachs, Flora 1864, p. 5; Edwards u. Colin, Annal. d. scienc. naturell. 1834, II sér, Bd. 1, p. 267.

2) Bot. Ztg. 1876, p. 783.

3) Nach Bialoblocki (Einfluss der Bodenwärme auf die Entwicklung einiger Culturpflanzen. Dissertation 1872) gingen in constanter Bodentemperatur von 50° C. die Wurzeln von Roggen, Gerste, Weizen nach einigen Tagen zu Grunde.

4) Neumann, Adansonia, 1860—62, p. 320; H. Hoffmann, Bot. Ztg. 1872, p. 120.

5) Matériaux pour l. connaissance de l'influence d. l. température sur l. plantes 1870, p. 3. (Archiv. Néerlandaises, Bd. 5).

Versuch mit isolirten Pflanzen, resp. Pflanzentheilen.

		In Wasser		In Luft	
		A	B	A	B
Iris florentina	Spitze des Blattes	49,0 ⁰ C.	49,7 ⁰ C.	53,2 ⁰ C.	55,0 ⁰ C.
	Basis desselben	49,7 »	51,5 »	55,0 »	57,3 (?) »
Vinca minor	Junges Blatt	46,2 »	47,8 »		53,3 »
	Altes Blatt	47,8 »	50,1 »	53,0 »	55,0 »
Iris sambucina	Spitze des Blattes	50,1 »	52,1 »	55,0 »	57,0 »
	Basis desselben	52,1 »			
Physcomytrium pyriforme		46,4 »	47,5 »		
Funaria hygrometrica		40,2 »	43,4 »		
Marchantia polymorpha		44,9 »	46,4 »		
Oedogonium spec.		42,2 »	44,2 »		
Oscillaria Fröhlichii, anguina u. chlorina		43,4 »	45,1 »		

von Aethalium septicum schon nach 2 Minuten langem Erwärmen auf 40⁰ C., von Didymium serpula nach kurzem Erwärmen auf 35⁰ C. zu Grunde.

Ob plötzliche Schwankungen höherer Temperaturgrade Tödtung erzielen können, ist noch fraglich (vgl. II, § 82).

Die grosse Widerstandsfähigkeit trockener Pflanzentheile wurde bereits von Spallanzani [1]) constatirt und ferner mehrfach, so von Edwards und Colin [2]), Fr. Haberlandt [3]), Fiedler [4]), Krasan [5]), Velten [6]), Just [7]), Höhnel [8]) an Samen, an Pilzen und deren Sporen von Payen [9]), H. Hoffmann [10]), Pasteur [11]), Nägeli [12]) und Schindler [13]) verfolgt. Diese Untersuchungen beziehen sich zum Theil nur auf lufttrockene Samen, Krasan, Just, Höhnel entzogen dem Samen aber auch alles Wasser, bevor sie dieselben hohen Temperaturgraden aussetzten. Die vollkommen trocknen Samen hielten längere Zeit 100⁰ C., zumeist 110⁰ C., vorübergehend selbst 120⁰ C. ohne Einbusse ihrer Keimfähigkeit aus, und zwar zeigten in dieser Hinsicht stärke- und ölhaltige Samen keinen Unterschied. Auch für Pilzsporen haben Pasteur und Hoffmann ein ähnliches Verhalten entdeckt und jedenfalls ist einige Zeit dauernde Erwärmung auf 130⁰ C. nöthig, um eine sichere Tödtung trockener Samen, Pilzsporen, Spaltpilze u. s. w. [14]) zu erzielen. An die Tödtungstemperatur streifende Erwärmung hat übrigens, wie auch bei einer Schädigung turgescenter Pflanzentheile, eine verlangsamte Keimung der Samen (Just, Höhnel, Krasan) und der Sporen (Pasteur) zur Folge.

---

1) Opuscules d. physique animale et végétale traduit par Senebier 1777, Bd. 1, p. 58, 62.
2) Annal. d. scienc. naturell. 1834, II sér., Bd. 1, p. 264.
3) Allgemeine Land- und Forstw. Zeitung 1863, Bd. I, p. 389.
4) Mitgetheilt in Sachs, Experimentalphysiol 1865, p. 66.
5) Beiträge zur Physiolog. d. Pflanzen 1873, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 78, Abth. 1.
6) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1876, Bd. 74.
7) Cohn's Beiträge zur Biologie 1877, Bd. 2, p. 311.
8) Haberlandt's wissenschaftl. prakt. Unters. 1877, Bd. 2, p. 77.
9) Cit. bei Sachs, Flora 1864, p. 8.
10) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 324.
11) Annal. d. chim. et d. physique 1862, III sér, Bd. 64, p. 90.
12) Die niederen Pilze 1877, p. 202.
13) Forschungen auf d. Gebiete d. Agriculturphysik 1880, Bd. 3, p. 288.
14) Lufttrockene Hefe wird nach Manassein (Wiesner, Mikroskop. Untersuch. 1872, p. 122) bei 115⁰—120⁰ C. getödtet. H. Hoffmann's Angabe (Botan. Untersuch. von Karsten 1867, I, p. 360), dass Hefe vorübergehend 215⁰ C. aushalte, beruht wohl auf einem Irrthum.

Schon ein geringer Wassergehalt macht die Pflanzen weniger resistent und lufttrockene Samen werden, wie Edwards und Colin u. A. fanden, öfters schon bei 75° C., bei etwas grösserem Wassergehalt schon bei geringerer Temperatur getödtet. In Samen brasilianischer Medicago-Arten, die nach Pouchet[1]) 4 stündigen Aufenthalt in siedendem Wasser ohne Verlust der Keimkraft vertrugen, dürfte wohl Wasser seinen Weg nicht gefunden haben, und in der That können die Hüllen längere Zeit die Quellung vermeiden, welche an Früchten von Polygonum orientale nach ½ stündigem Sieden, wie Nobbe[2]) mittheilt, noch nicht eingetreten war.

Kältewirkungen.

§ 93. Gegen niedere Temperatur sind wasserdurchtränkte Pflanzen und Pflanzentheile in sehr ungleichem Grade widerstandsfähig, denn während manche Gewächse sehr leicht durch Frost getödtet werden, überdauern andere selbst den kältesten Winter, und Spaltpilze wurden durch Temperaturerniedrigung unter —100° C. nicht getödtet. Völlig ausgetrocknete Pflanzen scheint kein Kältegrad zu schädigen.

Aeussere Verhältnisse sind für die Resistenz gegen niedere Temperaturen mehr oder weniger bedeutungsvoll, und auch die Schnelligkeit des Temperaturwechsels ist ein unter Umständen gewichtiger Factor. Denn manche Pflanzen, in denen bei niederer Temperatur Eis reichlich gebildet wurde, können bei langsamem Aufthauen am Leben erhalten werden, während sie bei schnellem Aufthauen getödtet werden. Andere Pflanzen freilich werden schon durch das Gefrieren getödtet, und dann treten natürlich mit dem Aufthauen, mag dieses noch so langsam vor sich gehen, die Symptome des Todes auf, übrigens werden auch viele bei tiefer Temperatur gefrorne Pflanzen durch kein noch so schnelles Aufthauen getödtet. So leben u. a. Bellis perennis, Stellaria media weiter, die bei 7—8° C. steif gefroren, durch Einbringen in ein warmes Zimmer in etwa ¼ Stunde aufthauen, ein solches Aufthauen beschädigt auch nicht die zum Aushalten im Winter bestimmten Aeste der Tanne, der Eiche u. s. w., und bei plötzlichem Zutritt der Sonnenstrahlen werden diese Pflanzen in der Natur öfters gleichfalls schnell aufgethaut, ebenso wie Ranunculus glacialis, Gentiana nivalis u. a. Pflanzen, die im Hochgebirge nicht selten in Sommernächten so steif gefrieren, dass sie spröde wie Glas beim Biegen zerbrechen[3]). Bacterien sah Frisch sogar wieder sogleich in Bewegung, als ein Stückchen der 59° C. kalten Eismasse, in welche sie eingefroren waren, in weniger als einer Minute zum Aufthauen kam[4]). Eine tiefe Abkühlung, auch eine solche, welche Eisbildung in der Pflanze erzeugt, hat somit eine Schädigung des Organismus nicht nothwendig zur Folge, und es muss deshalb die Eisbildung in der Pflanze, das Gefrieren, von der durch Kälte (oder Aufthauen) erzielten Tödtung, dem Erfrieren, wohl unterschieden werden.

Duhamel[5]) leitete aus den Beobachtungen im Freien ab, dass schnelles Aufthauen den

---

1) Compt. rend. 1866, Bd. 63, p. 939. 2) Samenkunde 1876, p. 228.

3) Dass steif gefrorene Pflanzen nach dem Aufthauen noch lebend sein können, ist schon lange bekannt, vgl. z. B. Duhamel, Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 298; Göppert, die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 11, 228 etc.

4) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1877, Bd. 75, Abth. 3, p. 257.

5) Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 277.

Tod gefrorener Pflanzen herbeiführen kann. Näher hat dann Sachs[1] dieses constatirt, indem er bei —5—7,5° C. gefrorene Blätter von Runkelrüben, Raps, Kohl, Phaseolus, Faba theilweise schnell, theilweise sehr langsam aufthauen liess. In Wasser von + 7,5° C. bis 12,5° C. gebracht, wurden die Blätter getödtet, während sie am Leben blieben, wenn sie in Wasser von 0° C. kamen, in dem sie sich sogleich mit einer Eiskruste überzogen und weiterhin, während das Wasser in 0 bis 3,7° C. warmem Raum stand, langsam aufthauten. Bei solcher Behandlung erfroren Stücke von Rüben und Kürbisfrüchten gewöhnlich, während sie am Leben blieben, als sie in Wasser liegend zum Gefrieren gebracht wurden und das Aufthauen des umschliessenden Eisklumpens in etwa 24 Stunden erfolgte. Man begreift, warum bei solchem Verhalten locale Erwärmung durch Anfassen eine Tödtung der berührten Stelle herbeiführen kann[2]).

Eine Tödtung durch Gefrieren demonstriren die Blüthen von Phajus, Calanthe und manchen anderen Orchideen, in denen mit dem Tode durch Indigobildung Blaufärbung eintritt, welche also hier die Tödtung anzeigt. Diese Blaufärbung stellt sich, wie Göppert[3]) fand, in den gefrorenen Blüthen ein, und nach den Erfahrungen H. Müller's[4]) an Phajus grandifolius scheint die durch Bläuung angezeigte Tödtung dieser Blüthe namentlich dann zu erfolgen, wenn nach der ersten Eisbildung noch weiter abgekühlt wird. Eine Blüthe, an welcher diese Abkühlung nicht weit getrieben wurde, blieb auch nach dem langsamen Aufthauen ungefärbt. Nach Kunisch[5]) kommt diese Bläufärbung auch beim genügenden Abkühlen in einer Atmosphäre von Kohlensäure zu Stande, und demgemäss entsteht mit Tödtung der Zelle Indigo aus dem in der Pflanze enthaltenen Chromogen ohne Mitwirkung von Sauerstoff.

Zweifellos werden bei genügender Temperaturerniedrigung noch andere Pflanzen zu Grunde gehen, denen man in gefrorenem Zustand die Tödtung nicht ansieht. Gewiss wenigstens ist, dass manche gefrorene Pflanzen durch langsames Aufthauen sich nicht am Leben erhalten liessen[6]), und wenn mit Verzögerung dieses Prozesses vielleicht in einzelnen Fällen ein positives Resultat erhalten worden wäre, so ist das doch kein Grund, immer das Aufthauen als Ursache der Tödtung anzusprechen. Sachs (l. c.), der zu solcher Annahme neigte, war also ebensowohl im Irrthum, als Göppert[7]), der alle Tödtung durch das Gefrieren zu Stande kommen lässt.

Ob auch eine schnelle Senkung der Temperatur unter den Gefrierpunkt einen schädlichen Einfluss haben kann, ist nicht untersucht, doch eher wahrscheinlich. (Ueber Einfluss von Temperaturschwankungen oberhalb des Gefrierpunktes vgl. II, § 82). Wiederholtes Gefrieren und Aufthauen vermag übrigens schädlich zu wirken, und nach Göppert[8]) wurden u. a. Lamium purpureum, Stellaria media, Helleborus niger u. s. w. getödtet, wenn sie mehr als sechsmal hintereinander bei 3—4° R. gefroren und in einem Zimmer aufthauten, während diese Pflanzen im Freien 9—10° R., z. Th. 12—15° R. Kälte aushielten.

---

1) Bericht d. Verhandlg. d. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1860, Bd. 12, p. 27; Versuchsstationen 1860, Bd. 2, p. 175.

2) Natürlich können auch mechanische Beschädigungen durch Druck hervorgerufen werden, die Kunisch (Ueber die tödtliche Einwirkung niederer Temperaturen 1880, p. 47), allein beobachtet zu haben scheint.

3) Bot. Ztg. 1871, p. 399.

4) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 162, 166. — Prillieux (Bullet. d. l. soc. bot. 1872, Bd. 19, p. 152) gibt an, Blaufärbung nur beim Aufthauen beobachtet zu haben, was in den ausgeführten Experimenten recht wohl möglich gewesen sein kann.

5) Ueber die tödtliche Einwirkung niederer Temperaturen. Dissertation 1880, p. 37, 50. — Die Blaufärbung durch Indigo erkannte Marquart (1835); dass sie bei beliebig erzielter Tödtung erfolgt, geht aus Versuchen Bommer's (Bot. Jahresb. 1874, p. 869) hervor.

6) Vgl. Göppert, Wärmeentwicklung 1830, p. 232, Bot. Ztg. 1871, p. 73.

7) L. c. 1830, p. 44 u. Bot. Ztg. 1871. Ebenso Kunisch l. c., p. 42. — Auch nach der irrigen Annahme H. Hoffmann's (Grundzüge d. Pflanzenklimatologie 1875, p. 325), die mit dem Gefrieren aus dem Zellsaft gasförmig ausgeschiedene Luft bewirke die Tödtung, würde diese mit der Temperaturerniedrigung herbeigeführt.

8) Die Wärmeentwicklung i. d. Pflanze 1830, p. 62.

Die Dauer der Kältewirkung ist offenbar so gut wie die Dauer einer höheren Erwärmung nicht ohne Bedeutung, und wenigstens nach den im Freien angestellten Beobachtungen, in denen allerdings verschiedene Umstände mitwirken können, wurden nach Göppert[1]) Pflanzen durch eine kurz dauernde Kälte von 2 bis 3° R. nicht geschädigt, die zu Grunde gingen, als sie —1° R. während 24—48 Stunden ausgesetzt waren. In solcher Temperatur, in der Eis wohl nicht in der Pflanze gebildet war (vgl. II, § 94), dürfte, auch wenn die Temperaturerniedrigung nicht direct schädlich wirken sollte, die Pflanze endlich der Hemmung der Thätigkeit halber zu Grunde gehen, indess mag das Leben nur allmählich vernichtet werden, weil niedere Temperatur im Allgemeinen alle Prozesse hemmt. Mit weitgehender Eisbildung dagegen dürfte das Leben, in den durch das Gefrieren nicht geschädigten Pflanzen, conservirt werden, wenn auch nicht unbegrenzt, da selbst in lufttrockenen Samen endlich die Keimkraft verloren geht und in gewöhnlichen Kältegraden nicht alle Flüssigkeit in der Pflanze zu Eis erstarrt (vgl. II, § 94). An entscheidenden Erfahrungen in dieser Hinsicht fehlt es noch ganz, doch sind im hohen Norden perennirende Gewächse sicher ein gutes Theil des Jahres dauernd stark gefroren[2]), und nach dem Zurückweichen eines Gletschers in Chamounix wuchsen Trifolium alpinum, caespitosum, Geum montanum, Cerastium latifolium weiter, die von dem vorrückenden Gletscher 4 Jahre zuvor bedeckt, und während dieser Zeit in den Sommermonaten wohl sicher öfters auf oder über Null unter dem Eise erwärmt worden waren[3]).

Schon vorhin ist mitgetheilt, dass die Blüthen von Phajus, nach der Eisbildung in der Pflanze, durch weitere Erniedrigung der Temperatur getödtet zu werden scheinen. Das Gleiche mag wohl in vielen der von Göppert[4]) angeführten Beispiele der Fall gewesen sein, in denen die gefrorenen Pflanzen durch tiefere Senkung der Temperatur zu Grunde gingen, doch wurde die Tödtung dieser erst nach dem Aufthauen bemerkt und nicht näher ermittelt, in weit letzteres schädigenden Einfluss ausübte. Jedenfalls ist nicht, wie Nägeli[5]) annahm, die weitere Temperaturerniedrigung der steif gefrorenen Pflanze gleichgültig, da in dieser, wie im folgenden Paragraphen gezeigt wird, noch Flüssigkeit enthalten ist und die Eismenge mit Senkung der Temperatur zunimmt.

Da das Erfrieren an Eisbildung innerhalb der Zelle nicht gekettet ist (vgl. II, § 94), so ist es auch nicht unmöglich, dass empfindliche Pflanzen schon durch eine den Nullpunkt nicht erreichende Erniedrigung der Temperatur geschädigt werden können. Entscheidende Versuche gibt es aber nicht, denn Pflanzen, die im Freien in einer Luft erfrieren, deren Temperatur über dem Gefrierpunkt blieb, können sehr wohl durch Strahlung u. s. w. tiefer abgekühlt gewesen sein (vgl. II, § 88). Eine allmählich eintretende Schädigung ist übrigens an solchen Pflanzen zu erwarten, die durch Temperaturen über Null längere Zeit functionslos gehalten werden.

Die spezifisch ungleiche Widerstandsfähigkeit zeigt die Wirkung einer jeden Frostnacht. So pflegen u. a., schon wenn die Temperatur nur auf 2—3° Kälte sinkt, er-

1) L. c. 1830, p. 63.
2) Vgl. Göppert, Bot. Ztg. 1871, p. 57.
3) v. Charpentier, Bot. Ztg. 1843, p. 13.
4) Wärmeentwicklung 1830, p. 93; Bot. Ztg. 1871, p. 73.
5) Sitzungsb. d. Münchner Akadem. 1861, 1, p. 271.

froren zu sein: Cucumis sativus, Cucurbita pepo, Ricinus, Impatiens balsamina, Phaseolus nanus, Dahlia variabilis, während Bellis perennis, Stellaria media, Senecio vulgaris erst bei tieferen Kältegraden getödtet werden [1]. Auch die zum Ausdauern bestimmten Holzgewächse haben bei uns, und noch mehr im hohen Norden, tiefe und anhaltende Kältegrade auszuhalten, gegen welche die frei in die Luft ragenden Theile durch eine Schneedecke nicht geschützt sind. Tropische Bäume und Kräuter sind theilweise allerdings ziemlich empfindlich gegen Kälte, doch widerstehen viele ebenso gut, als einheimische einjährige, und somit zum Absterben im Herbst bestimmte Pflanzen. [2].

An allen Pflanzen sind wiederum verschiedene Theile, und diese mit ihrem Entwicklungsstadium, ungleich empfindlich. Blätter und Blüthen der einheimischen Bäume erfrieren bekanntlich ziemlich leicht, in der Knospe aber hielten diese jugendlichen Organe hohe Winterkälte aus, und die ausgebildeten Blätter sind oft merklich widerstandsfähiger als die in Entwicklung begriffenen Blätter [3]. Auch junge Zweige von Bäumen und Sträuchern leiden verhältnissmässig leichter durch Kälte und widerstehen dieser im Herbste schlechter, wenn Frühfröste eintreten, ehe das Holz den für die winterliche Ruhe bestimmten Zustand annahm. Die verhältnissmässig geringere Ruhezeit durchmachenden und normalerweise geringeren Kälteextremen ausgesetzten Wurzeln pflegen weniger resistent als die Zweige zu sein [4].

Bedeutungsvoll sind auch die vorausgegangenen Culturbedingungen, indem bei höherer Temperatur erzogene Pflanzen im Allgemeinen schlechter als die bei niederer Temperatur erzogenen Pflanzen der Kälte zu widerstehen scheinen. So erfroren nach G. Haberlandt [5] bei 18—20° C. erzogene Keimpflanzen viel leichter, als bei 8°C. erwachsene Keimlinge, und nach Göppert [6] gingen Senecio vulgaris, Poa annua, Fumaria officinalis, die im November und December bis — 9° R. ausgehalten hatten, schon bei — 7° R. zu Grunde, nachdem sie 15 Tage in einem warmen Gewächshaus zugebracht hatten. Uebrigens influiren auch andere äussere Verhältnisse auf die Eigenschaften der Pflanzen, und Duhamel [7] bemerkte u. a., dass die Zweige von Holzpflanzen nach einem kühlen und feuchten Sommer weniger gut der Kälte widerstanden. Eine geringere Widerstandsfähigkeit scheint auch den etiolirten Pflanzen zuzukommen.

In gleicher Weise finden sich unter den höheren und niederen Cryptogamen in höherem oder geringerem Grade widerstandsfähige Pflanzen und Pflanzentheile. Viele Laubmoose, Lebermoose und Flechten werden bekanntlich, ohne an nackten Felsen und Baumstämmen vom Schnee gedeckt zu sein, durch keine Kälte bei uns und im höchsten Norden getödtet, doch erfrieren die in Entwicklung begriffenen Seten mancher Laubmoose. Spaltpilze wurden selbst durch eine Kälte bis — 113°C., die vermittelst Aether und fester Kohlensäure im luftleeren Raum erzielt war, nicht geschädigt, auch nicht wenn das Aufthauen sehr schnell erfolgte [8]. Hefezellen müssen sich wohl je nach Culturbedingungen oder Entwicklungsstadien verschieden verhalten, da nach Schuhmacher [9] — 113,7° C. nur einen Theil der Hefezellen tödtete und nach Melsens [10] nach Abkühlung auf — 91° C. die Gährwirkung nur etwas verlangsamt war. Unter den grösseren Hutpilzen finden sich sowohl leichter erfrierende, als auch sehr widerstandsfähige Pflanzen [11]. Solchen Differenzen begegnen wir

---

1) Beobachtungen u. a. bei Göppert, Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 94, u. Bot. Ztg. 1875, p. 613.

2) Vgl. Karsten, Bot. Ztg. 1861, p. 289; Göppert, Botan. Jahresb. 1873, p. 263. Naudin, Annal. d. scienc. naturell. 1877, VI sér, Bd. 5, p. 323.

3) Vgl. Göppert, l. c. 1830, p. 18. — Ueber locale Schädigungen im Innern von Stämmen vgl. Frank, Die Krankheiten d. Pflanzen 1880, p. 195.

4) Mohl, Bot. Ztg. 1848, p. 6; 1862, p. 324.

5) Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 48, u. Fr. Haberlandt, ibid. p. 49.

6) L. c. 1830, p. 63. 7) Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 270.

8) Schuhmacher, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 70, Abth. I, p. 177; Frisch, ebenda 1880, Bd. 80, Abth. 3, p. 77, u. 1877, Bd. 75, Abth. 3, p. 257. Vgl. auch Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 30.

9) L. c., p. 173. 10) Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 631.

11) Vgl. J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 445, u. Fries, Ann. d. scienc. naturell. 1859, IV sér, Bd. 12, p. 304; Göppert, Bot. Ztg. 1875, p. 614. Verhältnissmässig leicht

auch unter den Algen, denn Protococcus nivalis wurde nach Göppert durch Abkühlung auf — 36° (? C.) nicht geschädigt und Diatomeen litten nach Schumann nicht bei — 20°[1]). Dagegen erfrieren Spirogyra, manche Confervenarten verhältnissmässig leicht, und die Schwärmer von Ulothrix, Haematococcus u. a. gehen zu Grunde, wenn das Wasser bei — 1° C. gefriert[2]), obgleich die Schwärmer von Ulothrix sich noch in Wasser von 0° bewegen.

Wassergehalt. Pflanzentheile, die ein Austrocknen vertragen, scheinen im ausgetrockneten Zustand durch niedere Temperatur nicht geschädigt zu werden. De Candolle und Pictet[3]) fanden die Keimkraft von Sinapis alba, Lepidium sativum, Triticum vulgare u. a. Samen nicht beeinträchtigt, als diese mit Hülfe von flüssigem Stickoxydul auf — 80°C. abgekühlt worden waren. Zu gleichem Resultat kamen schon Göppert[4]), der eine Kälte von 35° R., sowie Edwards und Colin[5]), die eine unter dem Gefrierpunkt des Quecksilbers liegende Temperatur anwandten. Mit der Wasseraufnahme werden aber, wie aus den Untersuchungen Göppert's (l. c., p. 45) und Fr. Haberlandt's hervorgeht, Samen gegen Kälte empfindlich, und in völlig gequollenem Zustand erfrieren die Samen am leichtesten, sind indess im Allgemeinen widerstandsfähiger als die Keimlinge derselben Art[7]). Nimmt nun mit dem Wassergehalt die Resistenz ab, und werden auch viele saftreiche Pflanzen relativ leicht durch Kälte geschädigt[8]), so ist doch die Widerstandsfähigkeit turgescenter Pflanzen nicht allein vom Wassergehalt abhängig, denn u. a. vertragen manche saftreiche Crassulaceen hohe Kältegrade. Für die Widerstandsfähigkeit von Winterknospen u. s. w. mag immerhin der geringere Wassergehalt ein bedeutungsvoller Factor sein.

Ein Erfrieren bei Temperaturen über Null ist bis dahin nicht bekannt, da die positiven Angaben von Bierkander[9]) Hardy[10]) u. A. nur auf Beobachtungen der Lufttemperatur basirt sind, welche die Wärme des Pflanzenkörpers nicht anzeigt, weil dieser durch verschiedene Ursachen, insbesondere durch Strahlung in kalten Nächten, erheblich abgekühlt werden kann (vgl. II, p. 416). Diese Abkühlung wird wohl auch die Ursache gewesen sein, dass Bierkander bei + 1—2° ein Erfrieren von Cucumis sativus, Cucurbita pepo, Portulaca oleracea u. a. beobachtete, denn diese Pflanzen wurden nicht getödtet, als sie de Vries[11]) durch $1/_4$ stündiges Eintauchen in Eiswasser auf Null abkühlte.

Das Anzünden rauchender Feuer, welches als Schutz gegen Erfrieren in hellen Nächten schon Plinius kannte und welches schon vor der Entdeckung Perus in diesem Lande gebräuchlich war[12]), vermag zu nützen, indem es die Abkühlung der Pflanzen durch Verminderung der Strahlung gegen den Weltenraum mässigt. Deshalb muss auch, wie David[13]) fand, die Räucherung bereits am Abend beginnen, doch kann Trübung der Luft am Morgen von Bedeutung werden, um den Zutritt der Sonnenstrahlen zu dämpfen und ein zu rasches Auf-

---

erfrieren auch die Plasmodien von Aethalium u. Didymium, Kühne, Unters. über d. Protoplasma 1864, p. 88.

1) Nach Göppert, Bot. Ztg. 1875, p. 615.

2) Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 62.

3) Archiv. d. scienc. physiques et naturell. d. Génève 1879, III sér, Bd. 2, p. 629.

4) Die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 52.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1834, II sér, Bd. 1, p. 261.

6) Frühling, Landwirthschaftl. Zeitung 1874, Bd. 23, p. 514.

7) G. Haberlandt, die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 48. — Nach Hoffmann (Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 321) ertrugen die im Wasser liegenden Sporen von Uredo, Penicillium, Botrytis ein Gefrieren, bei dem die gekeimten Sporen zu Grunde gingen.

8) Vgl. auch de Candolle, Physiologie végétale 1832, Bd. 3, p. 1103.

9) Vgl. Göppert, l. c. 1830, p. 124.

10) Bot. Ztg. 1854, p. 202.

11) Matériaux pour la connaissance de l'influence d. l. température 1870, p. 4. Separatabz. aus Archives Néerlandaises Bd. 5. — Eine Schädigung der Pflanzen kann übrigens durch Welken erzielt werden, wenn bei etwas über Null liegender Temperatur die Wurzeln zu wenig Wasser aufnehmen, um den Transpirationsverlust zu decken. Auch das Austrocknen gefrorner Pflanzen durch Wind etc. kann schädigend wirken, Göppert, l. c., 1830, p. 58.

12) Vgl. Göppert l. c., 1830, p. 230; Boussingault, Agronom., Chim. agricole et Physiol. 1861, Bd. 2, p. 384.

13) Bot. Jahresb. 1875, p. 982.

thauen zu vermeiden, dessen tödtliche Wirkung bei mässigem Frost im Frühjahr sich zuweilen darin zu erkennen gibt, dass nur an den von der Morgensonne getroffenen Gehängen eines Waldes die jungen Blätter erfroren sind[1]. Durch Verlangsamung des Aufthauens schützt offenbar auch das in der Praxis übliche Uebergiessen gefrorener Pflanzen mit Wasser am frühen Morgen, da das um die Pflanzentheile gebildete Eis die Erwärmung retardirt[2]. Indem wir auf den durch Ueberdeckung der Pflanzen gewährten Schutz nicht eingehen, sei nur darauf hingewiesen, dass Besonnung, schlechte Wärmeleitung von Rinden- und Korkschichten[3] gewissen Schutz gewähren, ebenso, wie p. 259 mitgetheilt ist, die nyctitropischen Bewegungen, indem sie mit dem Aneinanderlegen der Blätter durch Verkleinerung der Oberfläche die Strahlung herabdrücken.

Anderweitige indirecte Schädigungen durch Frost, wie das Auswintern der Saaten, sind bei Frank[4] besprochen.

Eisbildung in der Pflanze.

§ 94. Mit genügender Erniedrigung der Temperatur, öfters übrigens erst nachdem die Wärme einige Grade unter Null gesunken ist, bildet sich in den Pflanzen, die ja mehr oder weniger die Temperatur ihrer Umgebung annehmen (II, § 88), Eis, das häufig in sichtbaren Massen auftritt, ferner durch Steifwerden der gefrorenen Pflanzentheile, auch durch den weiterhin zu besprechenden Gang der Temperatur beim Gefrieren und Aufthauen sich zu erkennen gibt[5].

Bei sehr schneller Abkühlung kann Eis innerhalb der Zellen entstehen, zumeist aber bildet es sich ausserhalb der Zellen, die ihren flüssigen Inhalt bewahren, und es ist noch unbekannt, durch welche Kältegrade alle Flüssigkeit in der Pflanze zum Erstarren gebracht wird. Die ausserhalb der Zellen sich findenden Eismassen bestehen durchgehends aus zu ihrer Ansatzstelle senkrechten Säulen, die zu grösseren Massen vereinigt sein können, zwischen denen während des Gefrierens ausgeschiedene Luftblasen sich finden. Diese Eismassen ragen entweder in präexistirende Lufträume oder drängen auch Zellen, ohne diese selbst zu zerreissen, auseinander, schaffen also Hohlräume, die beim Aufthauen theilweise oder fast ganz sich schliessen, jedoch fixirt werden, wenn man das gefrorne Stück in kalten Alkohol wirft und in diesem aufthauen lässt. Mit reichlicher Eisbildung kommt gelegentlich Zersprengung der peripherischen Gewebe zu Stande, und Eismassen treten dann aus dem die Epidermis durchsetzenden Risse, wie u. a. Prillieux[6] an Stengeln von Hortensia, Nonnea flavescens u. a. fand, und analogen Ursprung haben offenbar zum guten Theil die oft ansehnlichen Eismassen, welche verschiedene Autoren[7] aus gefrorenen Pflanzen hervorgetreten fanden. Analog wie in den Intercellularen, bilden sich auch Eismassen auf der Schnittfläche saftiger Pflanzentheile,

---

1) Vgl. auch Duhamel, Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 277.

2) Sachs, Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 178.

3) Vgl. H. Müller, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 173.

4) Die Krankheiten d. Pflanzen 1880, p. 204.

5) Gegenüber Hunter u. Anderen, welche die Entstehung von Eis in der Pflanze leugneten, wurde dessen Bildung im Pflanzenkörper festgestellt von Schübler u. seinen Schülern (1823, 1826). Vgl. Göppert, Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 138, 160.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér, Bd. 12, p. 129.

7) Die bezüglichen Beobachtungen von Elliot, Herschel, Dana, le Conte sind mitgetheilt bei Caspary (Bot. Ztg. 1854, p. 665) und Sachs, Berichte über d. Verhandlg. d. Ges. d. Wissenschaft. zu Leipzig 1860, Bd. 12, p. 10.

wenn z. B. Stücke von Rüben, Kürbissen u. s. w. im feuchten Raum langsam zum Gefrieren gebracht werden[1]).

Die Eismassen innerhalb und ausserhalb der Pflanzen fallen im Allgemeinen um so ansehnlicher aus, je langsamer das Gefrieren stattfindet, und im günstigen Falle können bis zu 1 cm hohe kammartige Massen aus den Stengeltheilen hervorragen. Innerhalb der Stengel pflegen sich die Eismassen an spezifisch bestimmten Stellen zu sammeln, d. h. da, wo entweder schon grössere Intercellularräume vorhanden sind oder die Zellen besonders leicht durch die in den Intercellularen entstehenden Eismassen auseinander gedrängt werden. So bilden sich nach Prillieux im Stengel der Labiaten vielfach unter der Epidermis 4 Eismassen, die durch das festere collenchymatische Gewebe der Stengelkanten von einander getrennt sind. Im Stengel von Senecio crassifolius treten unter der Epidermis gewöhnlich 5 einzelne Eismassen auf, im Stengel von Scrophularieen bildet sich häufig ein Ringmantel aus Eis unter der Oberhaut[2]). Im Blattstiel von Cynara scolymus (Fig. 43) entstehen gleichfalls Eismassen unter der Epidermis, ausserdem zerreisst, und zwar theilweise schon zuvor, das Innengewebe, so dass jeder Fibrovasalstrang von einer Parenchymmasse umschlossen ist, aus welcher Eisnadeln in die luftführenden Räume hervorragen. Ausser Sachs und Prillieux hat noch H. Müller[3]) diese Eisbildung und im Näheren das Auseinanderdrängen von Zellen durch sich bildende Eismassen verfolgt. Dabei pflegen reihenförmig angeordnete Zellen in Richtung dieser Reihen von einander gespalten zu werden, indem gewöhnlich zunächst in den präformirten kleinen Intercellularen die Bildung des wie ein Keil wirkenden Eises beginnt[4]). Diese Eisbildung konnte Müller an Schnitten direct verfolgen, als das Mikroskop in einem kalten Raum, in einem doppelwandigen Zinkkasten, gehalten wurde, dessen Wandungsraum mit einer Kältemischung erfüllt war. Auf diese Weise lässt sich bei schneller Abkühlung auch die Eisbildung innerhalb der Zellen erkennen.

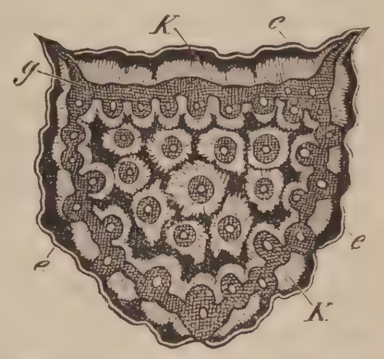


Fig. 43. Querschnitt eines langsam gefrornen Blattstiels von Cynara scolymus. (Nach Sachs.) *e* Epidermis, *g* Parenchym, innerhalb dessen die weiss gelassenen Querschnitte der Fibrovasalstränge liegen. Auf dem Parenchym haben sich die Eismassen *K K* gebildet, welche in die schwarz gehaltenen Hohlräume ragen.

Die schon von Göppert[5]) beobachtete Eisbildung innerhalb der Zellen verfolgte H. Müller[6]), indem er unter dem Mikroskop liegende feine Schnitte durch Rüben, Zwiebeln u. s. w. schnell unter —10° C. abkühlte. Es schossen dann in der Zelle Eisnadeln an, und die in der Zelle ausgeschiedenen, nach schnellem Aufthauen noch bemerklichen Luftblasen bezeugten gleichfalls, dass in der Zelle Eis gebildet worden war. Dieses wird bei genügender Abkühlung, sowohl im Zellsaft als im Protoplasma, entstehen können, welches letztere in den stark abgekühlten Plasmodien von Aethalium und Didymium Kühne[7]), offenbar durch Eisbildung im Innern, erstarrt und gitterartig gezeichnet fand.

---

1) Sachs, l. c., p. 1.

2) Näheres Prillieux, l. c., vgl. auch Frank, die Krankheiten der Pflanzen 1880, p. 178.

3) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 135. — Auf die vortheilhafte Anordnung der Zellen in perennirenden Blättern von Sempervivum hat Frank (l. c., p. 181) aufmerksam gemacht.

4) So wird auch durch Gefrieren das Abfallen mancher Blätter im Herbste beschleunigt. Vgl. II, § 26, u. H. Müller, l. c., p. 137 u. 153.

5) Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 26, und Regel's Gartenflora 1879, p. 260.

6) L. c., p. 184. — Bei ziemlich schneller Abkühlung von Nitella syncarpa scheint Kunisch (Ueber die tödtliche Einwirkung niederer Temperaturen 1880, p. 21) Eisbildung nur ausserhalb der Zellen beobachtet zu haben. Cohn (Bot. Ztg. 1871, p. 724) hält dagegen für wahrscheinlich, dass innerhalb der Internodialzellen von Nitella schon bei 3—4° Kälte Eis entsteht.

7) Unters. über d. Protoplasma 1864, p. 88.

Die mitgetheilten Thatsachen werden vollständig verständlich, wenn, wie es ja die Erfahrungen fordern, die Eisbildung leichter ausserhalb als innerhalb der Zellen erfolgt. Ausserhalb der Zellen muss nun, wie es Sachs[1]) zuerst richtig betonte, die dünne Wasserschicht gefrieren, welche gegen die dampfgesättigten Intercellularräume hin die Zellwand überzieht. Eine solche Eisbildung wirkt aber wie eine Wasserentziehung, und zur Herstellung des Gleichgewichts wird Wasser aus dem Zellinnern nachströmen, das gleichfalls erstarrt. Da nun in der Zelle die gelösten Stoffe zurückgehalten sind, wird der Zellinhalt allmählich eine concentrirtere Lösung, während das ausserhalb entstehende Eis fast reines Wasser ist, u. a. fand Sachs[2]) für das an der Oberfläche von Blattstielstücken der Artischoke, H. Müller[3]) für das an Schnittflächen der Runkelrübe gesammelte Eis ungefähr 1 pro mille an festen Bestandtheilen. Durch diese Wasserentziehung wird also der Zellsaft concentrirter, und damit dessen Gefrierpunkt erniedrigt, so dass bei allmählicher Abkühlung die Eisbildung in jenem unterbleibt, die aber erzielt wird, wenn bei schneller Temperaturerniedrigung der Zellinhalt auf die zum Gefrieren nöthige Temperatur gebracht wird, weil nicht so schnell die das Gefrieren regulirende, von der Eisbildung ausserhalb der Zelle abhängende Concentrirung des Zellinhaltes fortzuschreiten vermag.

Bei constanter Temperatur bildet sich nur ein gewisses Quantum Eis ausserhalb der Zellen (natürlich eventuell auch innerhalb), das mit weiterer Temperaturerniedrigung, wie auch Sachs und H. Müller beobachteten, vermehrt wird. Es erklärt sich dieses einfach daraus, dass mit der Concentrirung des Zellinhaltes, aber auch mit der Kälte, die von der Eisbildung ausserhalb der Zelle abhängige wasseranziehende Wirkung zunimmt, jedem Temperaturgrade also ein neuer Gleichgewichtszustand entspricht. Dieser ist natürlich auch mit Abnahme der Kälte gestört, und dem entsprechend fand H. Müller[4]) eine Verminderung der Eismassen, als er Pflanzen von —10° C. auf —2° C. brachte.

Der gelösten Stoffe und verschiedener anderer Verhältnisse halber liegt der Gefrierpunkt in Pflanzen immer unter Null, und zudem bedarf es der Regel nach einer oft erheblichen Ueberkältung, um Eisbildung einzuleiten. Nach den Bestimmungen von H. Müller[5]) liegt der Gefrierpunkt für wasserreiche Pflanzentheile, wie Kartoffeln, Rüben, Blumenblätter, um —1° C., für das Labellum von Phajus wurde er z. B. zu —0,56° C., für ein Blatt von Sempervivum tabulaeforme zu —0,7° C., für Kartoffel zu —1,5° C. bestimmt. Wasserärmeren Pflanzentheilen kommt aber ein niederer Gefrierpunkt zu, den H. Müller für das Blatt von Epheu zu —1,5° C., für die Nadeln von Pinus austriaca zu —3,5° C., für junge Sprosse von Thujopsis zu —4° C. angibt. Die zur ersten Eisbildung nöthige Ueberkältung steht zum Gefrierpunkt in keinem einfachen Verhältniss, denn die Ueberkältung erreichte im Labellum von Phajus —4—6,5° C., in der Kartoffel —3,2—6,1° C., im Blatte von Sempervivum —6,5° C., im Blatte von Epheu —3,4—5,3° C. und in Runkelrüben (Gefrierpunkt 1,16) trat überhaupt eine Ueberkältung nicht ein.

Die obigen Gefrierpunkte beziehen sich auf die erste Eisbildung in der

1) Berichte über d. Verhandlg. d. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1860, Bd. 12, p. 6.
2) Lehrbuch, IV. Aufl., p. 703. 3) L. c., p. 143. 4) L. c., p. 180.
5) L. c., p. 183.

Pflanze, welche nur einen Theil des Wassers in der Pflanze erstarren macht. Da es zur ferneren Eisbildung einer Erniedrigung der Temperatur bedarf, so muss nach zuvoriger Wasserentziehung der Gefrierpunkt tiefer liegen, wie es auch H. Müller fand, dessen empirische Erfahrungen ferner mit dem zu erwartenden Resultate darin stimmen, dass saftreicheren Pflanzentheilen durch Verdunstung eine grössere Wassermenge als saftärmeren Pflanzen entzogen werden muss, um eine Senkung des Gefrierpunktes zu erzielen. Im Allgemeinen kommt wasserärmeren Pflanzen ein tieferer Gefrierpunkt zu, doch ist kein constantes Verhältniss zwischen Wassergehalt und Gefrierpunkt zu erwarten, da verschiedene andere Ursachen in spezifischer Weise mitwirken, ebenso auch hinsichtlich der Ueberkältung in Betracht kommen, welche gleichfalls individuelle und vom Wassergehalt abhängige Differenzen bietet. Sinkt die Temperatur nicht bis zur Ueberkältung, so kann die Eisbildung dauernd unterbleiben, die H. Müller (l. c., p. 159) nicht in Kartoffeln eintreten sah, welche tagelang auf —2° C., in manchen Fällen sogar auf —3° C. gehalten wurden.

Beginnt nach Ueberkältung die Eisbildung, so wird mit dieser Wärme frei, und nach bekannten physikalischen Gesetzen stellt sich der Pflanzentheil auf den Gefrierpunkt ein, sofern zur nöthigen Temperaturerhöhung die erzeugte Wärme ausreicht. Nach der sehr schnellen Temperaturerhöhung, welche die übrigens der Erwärmung des umgebenden Mediums nachhinkenden Thermometer anzeigen, ist, wie beim Gefrieren überkälteter Lösungen, die Eisbildung in den Pflanzen eine plötzliche, vielleicht in Secunden vollzogene. So begreift man auch, dass zwei an verschiedenen Stellen in eine Kartoffel eingesetzte Thermometer denselben Temperaturgang anzeigten, obgleich doch offenbar die Eisbildung von einem Punkte aus begann. Da unter diesen Umständen, sofern die Pflanzentheile nicht zu schnell abgekühlt werden, Eis nur ausserhalb der Zellen entsteht, so bedarf es offenbar einer ansehnlicheren Ueberkältung, um ein Gefrieren innerhalb der Zelle, unter den in der Pflanze gegebenen Bedingungen, zu erreichen.

Zur Ermittlung des Temperaturganges in gefrierenden Pflanzen umwickelte H. Müller (l. c., p. 156, 168) das Quecksilbergefäss eines empfindlichen Thermometers mit den Pflanzentheilen, resp. senkte jenes in Bohrlöcher von Kartoffeln, Rüben u. s. w. ein, die, um Druck auf das Quecksilbergefäss zu vermeiden, ein wenig weiter als dieses waren. Die Pflanzentheile kamen dann in einen nach dem Princip der Eisschränke construirten Kälteschrank, aus welchem die abzulesende Scala des Thermometers hervorsah. In einem mit Kartoffel angestellten Versuch (l. c., p. 169) betrug die Lufttemperatur des Kälteraums 4,0—4,5° C. In dieser sank die durch das in der Knolle eingesenkte Thermometer angezeigte Temperatur zwischen 3 und 4 Uhr von +15,0 auf —0,1° C., erreichte dann 4 Uhr 50′ das Ueberkältungsmaximum mit —3,2° C., stieg bis 5 Uhr 15 Min. auf —0,8° C., und erhielt sich bis 6 Uhr 15 Min. constant, um dann bis 6 Uhr 30 Min. auf — 0,9° herabzugehen. Nach Einstellung auf den Gefrierpunkt hielt sich die Temperatur so lange constant, als die eine fortwährende Wärmeentziehung erfordernde Eisbildung fortschritt; mit Erreichung des Gleichgewichtszustandes sank die Temperatur, und unter dauernd vermehrter Eisbildung würde endlich die Knolle die Lufttemperatur erreicht haben, wie in Versuchen mit andern Pflanzen auch H. Müller constatirte. Aus diesem Temperaturgang lässt sich wenigstens ein annähernder Schluss auf die in aufeinanderfolgenden Zeiten gebildeten Eismassen machen, doch mag in dieser Hinsicht auf H. Müller's Erörterungen (l. c., p. 151) verwiesen sein.

Das längere Verharren auf —0,8° C. markirt diese Temperatur als den richtigen Gefrierpunkt, der bei der Eisbildung in einem Epheublatt nicht erreicht wurde, weil die Wärmebildung durch die hier ohnehin geringere Eisbildung nicht ausreichte, um Blatt und Ther-

mometerkugel von dem Erkältungspunkt (—3,45° C.) auf den Gefrierpunkt zu erwärmen, der nach anderweitigen Bestimmungen um —1,5° C. liegt. Ein weiterer Beweis für die richtige Bestimmung des Gefrierpunkts in der Kartoffel ergab sich aus dem Verhalten frisch geschälter Kartoffeln, die keine Ueberkältung erfuhren, in denen vielmehr die Temperatur dauernd sank, um auf 1,0° C. während einiger Stunden zu verharren und dann weiter zu sinken[1]. Hier dürfte wohl in der die verletzte Oberfläche überziehenden Wasserschicht Eis bald nach Senkung unter den Nullpunkt gebildet und dann die Ueberkältung analog vermieden sein, wie in einer Lösung durch einen zur richtigen Zeit hineingeworfenen Eiskrystall. In dieser Weise dürfte es auch erreicht werden, dass der Temperaturgang eines in das Innere einer Runkelrübe eingesetzten Thermometers eine Eisbildung ohne Ueberkältung anzeigt. Denn der schlechten Wärmeleitung halber werden die peripherischen Schichten tiefer abgekühlt, und wenn dann an einer Stelle Eis entstanden ist, unterbleibt die Ueberkältung in den erst weiterhin unter den Gefrierpunkt sich abkühlenden Geweben. In der That fand H. Müller (l. c., p. 176), dass in einer Runkelrübe die Eisbildung allmählich von Aussen nach Innen vorrückte.

Das Aufthauen ist wohl in Lösungen, nicht aber in Pflanzentheilen geeignet, den Gefrierpunkt genau zu bestimmen, da in diesen Wasser und Eis sich nicht durcheinandermengen lassen und Aufthauen deshalb von Aussen nach Innen fortschreitet. Die Beobachtungen von H. Müller[2] zeigen auch, dass ein von gefrorenen Pflanzentheilen umgebenes Thermometer nicht längere Zeit auf einer ganz bestimmten Temperatur verharrte.

Die Lage des Gefrierpunktes unter Null und die Ueberkältung werden auf Grund physikalischer Erfahrungen verständlich. Denn einmal gefrieren Salzlösungen um so schwieriger, je concentrirter sie sind, und in Versuchen von Rüdorff[3] lag u. a. der Gefrierpunkt einer 1procentigen Kochsalzlösung bei 0,6° C., einer 4proc. bei 2,4° C. Auch die unter anderen Molecularεinwirkungen stehenden Wassertheilchen gefrieren erst bei tieferer Temperatur, zudem scheint in allen diesen Fällen eine Ueberkältung und in der ersten Eisbildung, resp. mit dem Einwerfen eines Eiskrystalls, eine plötzliche Eisbildung unter Erhöhung der Temperatur auf den Gefrierpunkt einzutreten. In Capillarröhren bis zu 0,4 mm Durchmesser blieb in Versuchen Mousson's[4] Wasser bis zu —7 und —10° flüssig, konnte auch in Contact mit Eis auf 0,1—0,2° C. abgekühlt werden, ohne zu gefrieren, und als H. Müller[5] mit Wasser imbibirtes Filtrirpapier um die Kugel eines Thermometers wickelte, fiel dieses auf —3 bis —4° C., um dann plötzlich auf —0,1° C. zu steigen. Weiter bleiben nach Dufour[6] Wassertropfen von einigen Millimetern Durchmesser, die in einem Gemisch gleichen spezifischen Gewichtes aus Mandelöl und Chloroform frei schweben, bis —8 und —12° C. flüssig, auch bei Erschütterungen, während Contact mit Eis sofortiges Erstarren erzielt. Dann erniedrigt Compression den Gefrierpunkt von Wasser etwas[7], freilich nach Thompson ein Druck von 16,8 Atmosphären nur um 0,129° C., und dürfte wohl auch, worüber keine empirischen Erfahrungen vorliegen, zur Ueberkältung beitragen.

In den Pflanzen sind Imbibition, Capillarwirkung und hydrostatische Druckkräfte wirksame, mit dem Zustand der Pflanze, also auch mit äusseren Verhältnissen mehr oder weniger veränderliche Factoren, die indess zur Erklärung der beobachteten Erscheinungen ausreichen dürften, wenn auch diese nicht auf die bestimmenden Momente im einzelnen mit Sicherheit zurückgeführt sind. Den Erfahrungen gemäss erstarrt die auf der Aussenfläche der Zellwandung befindliche capillare Schicht aus relativ reinerem Wasser verhältniss-

1) H. Müller, l. c., p. 171.

2) L. c., p. 177. Auf niederer Temperatur werden allerdings aufthauende Pflanzentheile, so lange Eis vorhanden, verharren, wie auch Göppert (Wärmeentwicklung 1830, p. 167) und Nägeli (Sitzungsb. d. Bair. Academ. 1861, I, p. 267) bemerkten.

3) Wüllner, Physik 1871, II. Aufl. Bd. 3, p. 508. Raoult, Beibl. zu Annal. d. Phys. u. Chem. 1878, Bd. 2, p. 290. Nach Guthrie (Philosoph. Magazine 1876, V sér, Bd. 2, p. 211) erniedrigen gelöste Colloide den Gefrierpunkt sehr unbedeutend, so dass eine 20 Proc. Gelatine und 20 Proc. arabisches Gummi enthaltende Lösung schon bei 0° erstarrte.

4) Die Physik auf Grundlage d. Erfahrung, I. Aufl., 2. Abth., p. 73, u. Annal. d. Phys. u. Chem. 1858, Bd. 105, p. 161.

5) L. c., p. 146. 6) Annal. d. Phys. u. Chem. 1861, Bd. 114, p. 530.

7) Clausius, Mechanische Wärmetheorie 1876, p. 174.

mässig am leichtesten, doch macht sich auch im Gefrierpunkt dieser die von der Wandsubstanz ausgehende Molekularwirkung geltend, da H. Müller (l. c., p. 147) den Gefrierpunkt einer Rübe zu —1,1° C., den des ausgepressten Saftes zu —0,7° bestimmte, während dieser doch viel mehr gelöste Stoffe, als das Imbibitionswasser der Zellwand enthielt. Auch ist verständlich, warum der Gefrierpunkt von Kartoffeln durch Tödtung erniedrigt wird[1], da nunmehr die in der Zelle enthaltene Lösung in Intercellularen sich ergiesst und damit die vom osmotischen Druck u. s. w. abhängigen Wirkungen aufhören.

Nachdem einmal in der die Wandung einer lebenden Zelle überziehenden Wasserschicht die Bildung von Eis begonnen, dürfte zwischen diesem und der Zellhaut eine durch Nachschub aus dem Zellinnern sich ergänzende, wenn auch unmessbar dünne Wasserschicht sich erhalten. Diese liefert das Material zum fortschreitenden Wachsthum der Eisnadeln, die wohl wesentlich durch Neuansatz an der Basalfläche hinausgeschoben, jedoch vielleicht auch durch Wasser vergrössert werden, das sich an der Oberfläche der Eisnadeln und in capillaren Räumen zwischen diesen verbreitet. Im Wesentlichen haben diese Eisnadeln offenbar analoge Entstehung, wie die beim Gefrieren eines feuchten Bodens, eines imbibirten Gypspfropfes auf der Oberfläche erscheinenden Eismassen, mit denen auch schon Le Conte, Mohl und Sachs[2]) die Eisbildungen an Pflanzen verglichen.

Das Volumen gefrorener Rüben und Kartoffeln fand H. Müller (l. c., p. 188) etwas vergrössert, das der grossen Blattstiele von Calla aethiopica etwas vermindert, und vielleicht erfahren Pflanzentheile mit grösseren Intercellularräumen der Regel nach eine Volumabnahme mit dem Gefrieren. Verkürzungen durch Gefrieren wurden an Blattstielen schon von Sachs (l. c., p. 21) und ebenfalls von H. Müller gefunden. Diese Verkürzungen führen, sofern sie in antagonistischen Geweben ungleich ausgiebig sind, zu Bewegungen, die aber auch durch Senkung des Turgors theilweise schon vor der Eisbildung erzielt werden (vgl. II, § 10).

Ursachen des Erfrierens.

§ 95. Wie immer Kälte durch Zerstörung der zum Leben befähigenden Molecularstructur des Protoplasmakörpers die Pflanzen tödten mag, jedenfalls wird durch Zersprengung der Zellen nicht das Leben vernichtet. Dieser früher vielfach von Duhamel, Sennebier u. A.[3]) vertheidigten Annahme traten Göppert[4]), Sachs[5]) und Nägeli[6]) mit guten Gründen entgegen, denn schon das Wiederaufleben vieler steif gefrorener Pflanzen zeigt die Unhaltbarkeit jener Ansicht, die zudem allen Boden damit verliert, dass der Regel nach Eis innerhalb der Zellen gar nicht entsteht. Aber selbst eine Erstarrung des ganzen Zellinhaltes würde dennoch eine Zersprengung der Zellhaut nicht herbeiführen, weil einmal die Zellhaut der Ausdehnung des sich bildenden Eises folgen könnte[7]), zudem nur wenig oder gar nicht durch eine mit der Volumzunahme des sich bildenden Eises verknüpfte Spannung in Anspruch genommen würde, weil

1) H. Müller, l. c., p. 174.

2) Berichte über d. Verhandlg. d. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1860, Bd. 12, p. 6. Vgl. auch Frank, Die Krankheiten d. Pflanze 1880, p. 183.

3) Literatur bei Göppert, Die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 8.

4) L. c., p. 25. 5) Versuchsstation. 1860, Bd. 2, p. 179; Flora 1862, p. 20.

6) Sitzungsber. d. bair. Academ. 1861, I, p. 267. Dieser zeigte, dass erfrorene Fäden von Spirogyra durch osmotische Wirkung von Glycerin zusammengedrückt werden, also keine Löcher besitzen.

7) Vgl. Nägeli, l. c., p. 267 u. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl. p. 455. — Ein durch Ausdehnung des Wassers zwischen + 4 und 0 Grad erzielter hydrostatischer Druck wird vor der Eisbildung ohnedies durch Filtration von Wasser aus der Zelle ausgeglichen.

bei niedriger Temperatur der Turgor wirkt. Durch das in den Intercellularen entstehende Eis werden allerdings Zellen auseinander getrieben, ohne dass jedoch deren Tödtung hierdurch erfolgen muss, wie wiederum die nach dem Aufthauen ungeschädigten Pflanzen zeigen. Bei plötzlicher Bildung von Frostrissen in Bäumen mögen freilich gelegentlich Zellen mechanisch zerrissen werden.

Die Ursache der Tödtung ist auch nicht die Eisbildung, die innerhalb der Zelle gewöhnlich gar nicht eintritt, auch nicht an solchen Pflanzen, die schon durch geringe Kältegrade getödtet werden. Ebensowenig kann in solchen Fällen die Wasserentziehung schädlich wirken, da diese durch Transpiration oder Plasmolyse ohne Nachtheil weiter getrieben werden kann. Ferner erfrieren wasserdurchtränkte Samen, welche gänzliches Austrocknen vertragen, so dass diese Fähigkeit und Resistenz gegen Kälte keineswegs nothwendig Hand in Hand gehen, obgleich nicht zu verkennen, dass viele zum Austrocknen befähigte Organismen der Kälte im turgescenten Zustand vortrefflich widerstehen.

Die Temperaturerniedrigung erzielt also moleculare Vorgänge im Organismus, die je nach den spezifischen Eigenschaften ertragen werden, schädlich wirken oder zum Tode führen, übrigens sich in den früher (II, § 82) besprochenen Deformationen im Protoplasma kenntlich machen, die zum Theil schon bei Temperaturen über Null bemerklich werden. Wie nun mehrfach Organismen durch schnellen Wechsel äusserer Verhältnisse geschädigt werden, denen sie sich bei langsamem Uebergang accommodiren, so thun dieses auch bei langsamem Aufthauen manche Pflanzen, die bei schneller Steigerung der Temperatur den Tod finden.

Die Eisbildung in der Pflanze ist jedenfalls nicht die wesentliche Ursache der Tödtung, die voraussichtlich in den schon bei —1 bis 2° C. erfrierenden Pflanzen auch wohl ohne Eisbildung erzielt wird, welche zumeist erst mit Ueberkältung an der lebenden Pflanze eintritt, und möglicherweise werden noch Pflanzen gefunden, deren Tod durch Temperaturschwankungen über Null herbeigeführt werden kann. Auch unter den bei geringer Kälte und wahrscheinlich ohne Eisbildung erfrierenden Pflanzen finden sich solche, die erst durch schnelle Temperatursteigerung getödtet werden; doch wie dem auch sei, jedenfalls kann man bei der Tödtung durch schnelles Aufthauen nicht in erster Linie Werth auf das rapide Schmelzen des Eises legen [1]. Wäre die Entfernung desselben möglich, man würde wohl gewiss dennoch durch schnelle Temperatursteigerung die gefrorene Pflanze tödten können, doch mag die plötzliche Zufuhr von Wasser noch weiterhin schädlich wirken, weil sie gleichzeitig das Protoplasma zu den dem Uebergang in den wasserreicheren Zustand entsprechenden molecularen Veränderungen nöthigt [2].

Die Gefahr, dass solche molecularen Veränderungen in für das Leben schäd-

---

1) Vgl. Sachs Experimentalphysiol. 1865, p. 60.

2) In gewöhnlicher Temperatur kann man zum Erfrieren geneigte und gewelkte Pflanzen ohne Nachtheil durch plötzliche Zufuhr von Wasser in kurzer Zeit in den turgescenten Zustand überführen. — Eine vorübergehende partielle Injection der Intercellularen, falls sie durch das aus dem schnell aufthauenden Eis entstammende Wasser erzeugt werden sollte, würde in lebenden Geweben bald ausgeglichen sein und ohne Nachtheil verlaufen. Vgl. Moll (Untersuch. über Tropfenausscheidung u. Injection, 1880, p. 18. Separatabz. aus Verslagen en Mededeelingen d. Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Bd. 15).

licher Weise sich einstellen, ist im Allgemeinen mit sinkendem Wassergehalt, sofern nicht hierdurch Nachtheile herbeigeführt werden, geringer, und so ist in der Wasserentziehung durch Eisbildung ausserhalb der Zelle sogar ein gewisser Schutz gegen Tödtung durch Kältewirkung gegeben. Geht mit sinkender Temperatur die Wasserentziehung zu weit, dann mag in Pflanzen, welche Austrocknen nicht ertragen, die Wasserentziehung durch Eisbildung vielleicht direct schädlich wirken, und so ist wohl möglich, dass die tiefsten Kältegrade nur Organismen aushalten, welche durch Austrocknen nicht geschädigt werden. Mit sehr tiefen Abkühlungen auf 80° C. und mehr wird in turgescenten Pflanzen gewiss auch der Protoplasmakörper erstarren, und hiernach tödtet Eisbildung in dem Protoplasma Hefezellen und Bacterien nicht. Welche Pflanzen ausserdem eine Eisbildung in dem Protoplasma selbst überdauern, ist unbekannt, denn bei dem gewöhnlichen Gefrieren tritt diese Eisbildung der Regel nach nicht ein.

Dass Gefrieren auch eine Zerstörung der Molecularstructur todter Massen erzielen kann, lehrt Stärkekleister, der nach dem Aufthauen eine grobporige, schwammige Masse vorstellt, aus welcher das zuvor gebundene Wasser sich wie aus einem Schwamm ausdrücken lässt[1]. Hier dürfte wohl wesentlich die in der colloidalen Masse schon bei mässiger Kälte weitgehende Wasserentziehung durch Eisbildung gewirkt haben, da ausgetrockneter Stärkekleister gleichfalls die frühere Wassermenge nicht wieder zu binden vermag. Die Tödtung des Protoplasmas mag in gegebenen Fällen, wie bemerkt, analog zu Stande kommen, bei gewöhnlichen Kältegraden aber ist die Wasserentziehung die Todesursache nicht, und für diesen Fall passt das Beispiel des Stärkekleisters nicht, da eine Eisbildung innerhalb der Zelle nicht eintritt. Welche besonderen Affinitäten in diesem Falle die Kälte herbeiführt, um durch physikalische oder chemische Vorgänge die Tödtung zu veranlassen, ist unbekannt, aus obigen Andeutungen ist aber zu entnehmen, dass Wirkungen verschiedener Art, unter Umständen auch der Wasserentziehung, in Betracht kommen.

Die Kälte kann auch indirect Schädigungen herbeiführen, so durch die bei tieferer Kälte entstehenden Frostrisse. Diese bilden sich als Folge von Spannungen, die den Stamm plötzlich unter Krachen der Länge nach aufreissen machen, und in der Kälte klaffen dann oft einige Centimeter weit die nicht selten bis in das Mark eindringenden Spalten, welche bei Eintritt warmer Witterung sich wieder schliessen. Die bezüglichen Tangentialspannungen werden durch Dimensionsänderungen erzielt, welche durch das mit der Eisbildung zusammenhängende Austrocknen und die Verkürzung der Zellwandungen mit sinkender Temperatur herbeigeführt werden. Diese Factoren treffen nicht in gleicher Weise, insbesondere bei plötzlichen Temperaturschwankungen, die verschieden tief im Stamm gelegenen Gewebeschichten, und auch dieser Umstand wird mehr oder weniger eingreifen. Uebrigens entstehen bei tiefer Kälte in Stämmen auch wohl andere als radial gerichtete Risse.

Die im gefrorenen Zustand brüchigen Pflanzentheile werden durch Sturm und überhaupt mechanische Wirkungen leichter beschädigt[3]. Ferner kann der in gefrorenen Pflanzentheilen mangelhaften oder ganz unterbrochenen Wasserbewegung halber allmählich ein weitgehendes Austrocknen und eventuell eine Tödtung herbeigeführt werden, und

---

1) Vogel, Gilbert's Annalen 1820, Bd. 64, p. 167. Analoge Veränderungen werden beim Gefrieren von geronnenem Hühnereiweiss bemerkt. Sachs, Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 192, u. H. Müller, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 140.

2) Lit. Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 700; Caspary, Bot. Ztg. 1855, p. 449, u. 1859, p. 329. Sachs, l. c., p. 181.

3) Göppert, die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 24.

vielleicht wird auf diesem Wege zuweilen das Absterben von Zweigspitzen an Pflanzen erzielt, die lange in gefrorenem Zustand verharren [1]). Die Wasserverdampfung gefrorener Pflanzentheile ist immerhin nicht unbedeutend und nach Prillieux [2]) ansehnlicher als die nicht gefrorener Pflanzentheile unter gleichen äusseren Bedingungen.

Ueber das Aussehen gefrorener Pflanzen finden sich in den citirten Schriften von Göppert u. A. Mittheilungen, ebenso über die Todessymptome, die übrigens im Allgemeinen ähnlich wie bei Tödtung auf anderem Wege sind. Das Süsswerden gefrorener Kartoffeln und anderweitige Geschmacksänderungen in Pflanzen sind noch nicht genügend causal erklärt, insbesondere ist fraglich, ob jenes Süsswerden auch ohne Tödtung eintritt [3]).

Wirkungen des concentrirten Sonnenlichtes.

§ 96. Auf die Functionen der Pflanze influiren die Lichtstrahlen nicht nur nach Maassgabe ihrer erwärmenden Kraft, und ebenso kann, unabhängig von der Erwärmung, durch extreme Lichtintensität der Tod der Pflanze erzielt werden. Diese Wirkung des concentrirten Sonnenlichtes ist in jüngerer Zeit von Pringsheim [4]) verfolgt worden, aus dessen Untersuchungen sich wieder die spezifisch ungleiche Empfindlichkeit ergibt, denn in demselben Sonnenbild, in welchem nach einigen Minuten deutlich erkennbare Veränderungen in gewissen Zellen eintraten, liessen sich Veränderungen in anderen Pflanzen nach halbstündigem Aufenthalt nicht bemerken.

Concentrirtes Sonnenlicht, das bei höherer Intensität oder längerer Einwirkung Tödtung der insolirten Stellen herbeiführt, erzielt zuvor, ohne nothwendige Vernichtung des Lebens, wahrnehmbare locale Wirkungen, von denen theilweise an geeigneter Stelle die Rede war. So wird die Bewegung des Protoplasmas gehemmt (II, § 82), das Chlorophyll entfärbt, das Hypochlorin zum Verschwinden gebracht (I, § 42), auch der blaue Farbstoff in den Staubfadenhaaren von Tradescantia, der gelbe Farbstoff in den Zungenblüthen von Calendula bleicht leicht, während manche andere Farbstoffe nicht zerstört werden und auf Stärkekörner, Fetttropfen, Gerbstoffbläschen hat tödtlich wirkendes Sonnenlicht keinen directen Einfluss [5]). Die durch Licht getödtete Zelle lässt die wesentlichen Symptome des Todes erkennen, dabei ist das todte Protoplasma relativ resistent und die Chlorophyllkörner werden nicht vacuolig [6]), wie es übrigens auch nach anderen Tödtungen, z. B. öfters nach plötzlichem Eintauchen in siedendes Wasser, der Fall sein kann.

Diese Zerstörung von Farbstoffen und Hypochlorin, ebenso die tödtliche Wirkung tritt nur bei Gegenwart von Sauerstoff, nicht in indifferenten Gasen ein [7]). Daraus folgt, dass es sich nicht um eine Tödtung durch die Erhitzung im concentrirten Sonnenlicht handelt, sondern um eine spezifische Wirkung, die offenbar in einer unter Zutritt des Sauerstoffs erzielbaren Zerstörung der Molecularstructur des lebendigen Protoplasmas besteht.

Von den verschieden brechbaren Lichtstrahlen kommt die intensivste Wirkung den Strahlen kürzerer Wellenlänge zu, die auch im Allgemeinen am

---

1) Göppert, l. c., p. 58. 2) Compt. rend. 1872, Bd. 74, p. 1344.
3) Vgl. Frank, Die Krankheiten d. Pflanzen 1880, p. 205.
4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 326. 5) Pringsheim, l. c., p. 351, 358.
6) Pringsheim, l. c., p. 333, 362. 7) Pringsheim, l. c., p. 340.

intensivsten auf Wachsthumsvorgänge und Protoplasmabewegungen influiren. So kann unter Verwendung desselben concentrirten Sonnenbildes die Tödtung von Pflanzentheilen in wenigen Minuten erzielt werden, wenn die Strahlen zuvor eine Lösung von Kupferoxydammoniak oder Chlorkupfer zu passiren haben, während im äussersten Roth, das eine eingeschaltete Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff durchlässt, eine nachtheilige Wirkung gar nicht oder erst nach langer Zeit bemerklich wird [1]. Weil diese Erfolge von der Intensität des Lichtes abhängen, so ist natürlich auch die Wirkung hinter einer blauen Lösung um so intensiver, je vollkommener diese die stärker brechbaren Strahlen durchlässt. Da diese letzteren eine geringere mechanische Intensität haben und in den durch Kupferoxydammoniak passirenden Strahlen des Sonnenbildes eine nur geringe, in den rothen Strahlen (den durch Jod in Schwefelkohlenstoff hindurchgelassenen) eine intensive Erwärmung eintritt, so ist auch hiermit dargethan, dass die genannten Wirkungen nicht von der erwärmenden Kraft der Strahlen abhängen.

Pringsheim (l. c., p. 318) arbeitete in dem durch den Heliostaten auf den Mikroskopspiegel geworfenen Sonnenlicht, welches durch eine unterhalb des Objecttisches angebrachte Linse concentrirt wurde. Das so gewonnene Sonnenbildchen hatte einen Durchmesser von 0,35 mm, während der reflectirende Mikroskopspiegel 16 cm im Durchmesser mass.

Die hiermit gewonnenen Beobachtungen führen zu den oben im Allgemeinen mitgetheilten Resultaten. Welche der stärker brechbaren Strahlen am meisten leisten, ist nicht näher von Pringsheim bestimmt; so muss es also fraglich bleiben, ob die tödtliche Wirkung des concentrirten Lichtes der für Heliotropismus gültigen Curve ganz parallel verläuft. Ebenso ist unbekannt, ob vielleicht die isolirten grünen Strahlen Effecte besonderer Art erzielen, die ihnen nach einigen noch unsicheren Angaben in manchen Fällen zukommen sollen (vgl. II, § 33). Hinsichtlich der Wirkung verschieden brechbarer Strahlen auf Protoplasma vgl. II, p. 387.

Austrocknen der Pflanzen.

§ 97. Zur Lebensthätigkeit gehört jedenfalls ein gewisser Wassergehalt, mit dessen Abnahme endlich die Pflanze getödtet oder in einen Starrezustand versetzt wird, sofern sie ein Austrocknen vertragen kann. Die Fähigkeit hierzu besitzen zweckentsprechend die Pflanzen und Pflanzentheile, welche im natürlichen Verlaufe der Dinge gewöhnlich oder häufig ein Austrocknen durchzumachen haben. Ein solches vertragen bekanntlich fast alle Samen und viele Sporen und Fortpflanzungsorgane niederer Gewächse, ferner jedenfalls diejenigen Flechten und Moose, welche auf sonnverbrannten Felsen staubtrocken werden, und für Bacterien, Hefezellen u. a. ist constatirt, dass Austrocknen sie nicht tödtet.

Die niederen Gewächse vertragen aber keineswegs sämmtlich einen weitgehenden Wasserverlust, denn hierdurch werden u. a. viele Algen, Schimmelpilze, fleischige Hutschwämme getödtet. Das Leben der vegetativen Theile von Gefässpflanzen wird im Allgemeinen durch Austrocknen vernichtet, das indess Isoetes hystrix und einige auf dem Lande lebende Isoetes-Arten überdauern sollen [2]. Die Grenze, bis zu welcher der Wasserverlust getrieben werden kann,

1) Pringsheim, l. c., p. 336. 2) A. Braun, Verjüngungen 1851, p. 213. Anmerkg.

ist auch für Stengel, Blätter, Wurzeln, Blüthen der Phanerogamen jedenfalls innerhalb weiter Grenzen spezifisch verschieden, doch fehlen in dieser Richtung ausgedehnte Untersuchungen. Nach Dutrochet[1]) wurde ein beblätterter Stengel von Mercurialis annua, der 0,36 seines Gewichtes verloren hatte, bei Wasserzufuhr wieder straff, während ein Wasserverlust von 0,61 bis 0,72 tödtlich wirkte. Vielleicht ist ein grösserer Wasserverlust bei Crassulaceen und Cacteen zulässig[2]), doch ist bei Versuchen mit diesen und mit anderen Pflanzen zu bedenken, dass der mittlere Wasserverlust das Austrocknen der lebensfähigsten Theile nicht anzeigt, weil diese anderen Geweben Wasser entziehen[3]). Die letztgenannten, bekanntlich vielfach auf sehr trockenen Standorten vorkommenden Pflanzen werden in der Natur der Regel nach wohl nicht durch Wasserverlust geschädigt, da die Transpiration derselben durch die Ausbildung der Cuticula, die im Verhältniss zur Oberfläche grosse Masse u. s. w. (vgl. I, p. 145) sehr eingeengt ist.

Die ungleiche Widerstandsfähigkeit verschiedener Entwicklungsstadien lehren Samen und Sporen, welche einen völligen Wasserverlust ertragen, während die erwachsene Pflanze dadurch zu Grunde gerichtet wird. Dem entsprechend geht diese Resistenz mit der Keimung der Samen allmählich verloren, und während, wie Saussure[4]) in einer vortrefflichen Untersuchung zeigte, die eben angekeimten Samen noch Lufttrockenheit vertragen, werden damit die schneller gewachsenen Theile des Würzelchens theilweise schon getödtet, wenn dieses etwa die halbe oder volle Länge des Samens erreicht hat. Uebrigens ist die Keimpflanze damit noch nicht vernichtet, da adventive Wurzeln gebildet werden können. In einem wesentlich weiter entwickelten Stadium aber, wenn auch die Plumula bereits ansehnlichere Entwicklung erreichte, zieht ein vollkommener Wasserverlust gewöhnlich den Tod der ganzen Pflanze nach sich. Ebenso widerstehen die aus Sporen von Uredo u. s. w. auswachsenden Keimfäden dem Austrocknen nicht[5]).

Die obigen Angaben beziehen sich zunächst auf Lufttrockenheit, doch vertragen reife Samen auch, wie Saussure nachwies, ein vollkommenes Austrocknen über Schwefelsäure. Immerhin kann diese weitergehende Wasserentziehung nachtheilig werden, denn eben angekeimte Samen von Vicia sativa, Zea mais, Ervum lens hielten wohl Lufttrockenheit aus, wurden indess bei vollkommenem Austrocknen geschädigt (l. c. p. 92).

Im lufttrockenen Zustand können immer noch gewisse Veränderungen in den Pflanzen vor sich gehen, denn viele Samen verlieren schon im Laufe eines Jahres ihre Keimfähigkeit, und es ist fraglich, ob eine über 100 Jahre hinausgehende Keimfähigkeit von Samen beobachtet wurde. Möglich wäre, dass durch vollständige Wasserentziehung eine Ausdehnung des latenten Lebens erreicht

---

1) Mémoires, Brüssel 1837, p. 204.

2) Vgl. einige bezügliche Bemerkungen bei de Candolle, Pflanzenphysiologie 1835, Bd. 2, p. 872.

3) Vgl. Bd. I, p. 121 u. 335.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1827, Bd. 10, p. 68. Weitere derartige Versuche bei Nowoczek (Haberlandt's Wissenschaftl.-pract. Unters. aus d. Gebiete d. Pflanzenbaues 1875, Heft 1, p. 122); Tautphöus, Bot. Jahresb. 1876, p. 882.

5) H. Hoffmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 329.

wird, das nach Nägeli's[1] Meinung in ausgetrockneten Spaltpilzen über Jahrhunderte oder selbst Jahrtausende sich erhalten dürfte. Jedenfalls wird im trockenen Zustand die Lebensdauer des Individuums prolongirt, insbesondere auch in verhältnissmässig sehr ansehnlichem Maasse bei Spaltpilzen und anderen niederen Pilzen, denen zum guten Theil eine nur kurze Lebenszeit des Individuums zugemessen ist. Vielleicht ist auch eine vorübergehende Trockenstarre zu weiterer Entwicklung einzelner Organismen nöthig, denn nach A. Braun[2]) sollen aus den Schwärmern von Chlamidococcus pluvialis sich bildende Dauerzustände nur nach dem Austrocknen zur Fortentwicklung kommen. Uebrigens könnte Austrocknen auch dann für Conservirung des Lebens von Bedeutung sein, wenn in der Entwicklungsperiode normalerweise eine Ruhezeit eintritt, innerhalb welcher die unthätige Pflanze im wasserimbibirten Zustand leichter durch äussere Eingriffe oder innere Ursachen geschädigt würde.

Eine höhere Resistenz gegen äussere Eingriffe, so gegen Hitze (II, § 92), wird mit dem Austrocknen gewonnen, und wie gegen hohe Temperaturen vollkommen trockene Samen resistenter als lufttrockene Samen sind, vermag vielleicht absolute Trockenheit in gegebenen Fällen das Leben länger als Lufttrockenheit zu conserviren. Brauchbare Erfahrungen in dieser Hinsicht und über die Bedeutung des Abschlusses von Sauerstoff fehlen[3]).

Einer näheren Prüfung ist auch noch nicht unterzogen, in wie weit plötzliche Zufuhr oder Entziehung von Wasser einen nachtheiligen Einfluss ausübt. Doch war nach Saussure (l. c.) eine vorsichtige Wasserzufuhr nöthig, um die im eben angekeimten Zustand vollständig ausgetrockneten Samen am Leben zu erhalten. Einen Einfluss schnellerer oder langsamerer Wasserzufuhr konnte aber Just[4]) nicht in der Keimfähigkeit reifer Samen bemerken, die bei 100° C. getrocknet worden waren.

Nachtheilig kann ferner zu plötzliche Herstellung oder Aufhebung des plasmolytischen Zustandes wirken, und auf plötzlichen Wechsel wenigstens führt es sich zurück, dass nach Strasburger[5]) Schwärmsporen durch schnellen Zusatz von destillirtem Wasser getödtet werden. Auch ist die Schnelligkeit der Wasserentziehung für die Widerstandsfähigkeit der Myxomyceten nicht gleichgültig, da bei langsamem Austrocknen die offenbar resistenteren Dauerzustände entstehen[6]), und analoge Verhältnisse dürften sich unter Algen und Pilzen öfters finden.

Da durch Plasmolyse Wasser nicht vollkommen entzogen werden kann, so wird durch jene auch nicht eine derartige Conservirung im latenten Lebenszustand, wie durch Austrocknen erreichbar sein. Thatsächlich wird vorüber-

---

1) Die niederen Pilze 1877, p. 28. Austrocknungsversuche mit Spaltpilzen bei Eidam in Cohn's Beiträgen zur Biologie 1875, Bd. 1, Heft 3, p. 221.

2) Verjüngungen 1851, p. 224.

3) Ueber Erhaltung der Keimfähigkeit in den unter Meerwasser aufbewahrten Samen vgl. Thuret, Archiv. d. scienc. physiqu. et naturell. d. Génève 1873, Bd. 47, p. 177.

4) Cohn's Beiträge zur Biologie 1877, Bd. 2, p. 338.

5) Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 66.

6) Vgl. de Bary, Morphologie u. Physiol. d. Pilze u. s. w. 1866. — Die trockenen Sclerotien bleiben 6—8 Monate, meist nicht länger lebensfähig, doch soll nach Léveillé ein Sclerotium nach 20jähriger Aufbewahrung wieder in den beweglichen Zustand übergegangen sein.

gehend eine weitgehende plasmolytische Wasserentziehung ertragen (II, p. 389), indess ist unbekannt, ob auf diesem Wege oder durch Austrocknen eine grössere Herabminderung des Imbibitionsvermögens ohne Schädigung zulässig ist.

Bei fortgesetzter Plasmolyse sterben die Pflanzen ab. In einer eben zur Contraction des Protoplasmas ausreichenden Salpeterlösung fand de Vries [1]) schon nach 5 Stunden einzelne Zellen im Blüthenschaft von Cephalaria leucantha getödtet und constatirte ferner, dass das Leben in concentrirterer Salpeterlösung schneller verloren ging. In Zuckerlösung contrahirt, büssten in Schnitten aus rother Rübe die meisten Zellen nach 4 bis 5 Tagen ihr Leben ein. [2]).

Unter Umständen kann auch eine Wasserfülle das Leben benachtheiligen. So zerplatzen manche Pollenkörner in reinem Wasser, und eine fortgesetzte Injection der Intercellularräume, sowie einen Aufenthalt unter Wasser halten viele Landpflanzen auf die Dauer nicht aus.

Die ungleiche Resistenz gegen Austrocknen muss in erster Linie von spezifischen Eigenschaften des Protoplasmakörpers abhängen. Denn da wässrigen Zellsaft enthaltende Mooszellen einen vollständigen Wasserverlust ertragen, so ist Anfüllung der Zellen mit Reservestoffen keine unerlässliche Bedingung. Wo sie geboten, mag solche Anfüllung, die ein Collabiren der Zellen hindert, immerhin Bedeutung haben, und vielleicht spielt in Samen und Sporen eine Durchtränkung des austrocknenden Protoplasmakörpers mit Oel eine Rolle [3]).

Die Lebensdauer trockner Samen ist sehr verschieden. Samen der Weide, und wohl mancher anderer Pflanzen, ertragen überhaupt das Austrocknen nicht [4]), Samen anderer Pflanzen bewahren lufttrocken 1 Jahr, wieder andere viele Jahre ihre Keimkraft. Nach 10jähriger Aufbewahrung fand Nobbe [5]), nach 25jähriger Aufbewahrung fand de Condolle [6]) die Keimfähigkeit vieler Samenarten erloschen, doch sind manche Samen, wie die von Nelumbium noch nach 100 Jahren keimfähig gefunden [7]). Die angebliche Keimung der ägyptischen Mumien entnommenen Getreidesamen ist sehr unwahrscheinlich, da exacte Nachprüfungen nur negative Resultate ergaben [8]) und Getreidesamen nur eine beschränkte Reihe von Jahren ihre Keimkraft bewahren. Auf letzteren Umstand ist freilich kein zu grosser Werth zu legen, da die während der Ausbildung gebotenen Culturbedingungen, ferner die Art der Aufbewahrung, von entscheidendem Einfluss sein können. Hinsichtlich der Erhaltung des latenten Lebens ist auch ein besonderes Gewicht nicht auf das Erscheinen von Pflanzen beim Umgraben von Erdreich zu legen [9]), da in keinem der mitgetheilten Beispiele Garantie geboten wird, ob Samen oder andern Pflanzentheile von früherer Zeit ab, in welcher die bezügliche Pflanze an Ort und Stelle wuchs, ruhend im Boden lagen.

Sporen von Farnen sollen noch gekeimt haben, nachdem sie während 60 Jahren im

---

1) Unters. über die mechan. Ursachen d. Zellstreckung 1877, p. 67.

2) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 134.

3) Bei nicht völlig reifen Samen bleibt die nun freilich stärker schrumpfende Zelle mit festen Stoffen ausgefüllt. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 510. — Ueber Keimung unreifer Samen vgl. Cohn, Symbola ad seminis physiologiam. 1847, p. 39; Nobbe, Samenkunde 1876, p. 339.

4) Wichura, Jahresb. d. schles. Ges. f. vaterl. Cultur 1856, p. 56; Winkler, Bot. Jahresb. 1877, p. 352.

5) Samenkunde 1876, p. 370.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1846, III sér, Bd. 6, p. 373.

7) Vgl. de Candolle, Géographie botanique 1855, p. 542.

8) Lit. vgl. de Candolle, Géograph. bot. 1855, p. 541, u. Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 258 u. 875.

9) Vgl. u. a. de Candolle, Géographie bot. p. 540 u. 1067, u. Pflanzenphysiol. Bd. 2, p. 874; H. Hoffmann, Bot. Ztg. 1875, p. 681.

Herbar gelegen hatten[1]. Angaben über die Bewahrung der Keimfähigkeit in Pilzsporen finden sich u. a. noch bei Hoffmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 335, Brefeld, Botan. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 66.

Mit Gyps gemengte lufttrockene Hefe war nach Pasteur[2] nach 7 Monaten noch entwicklungsfähig, nach längerer Aufbewahrung aber nicht.

Moose und Flechten, die auf sonnverbrannten Felsen staubtrocken werden, müssen jedenfalls Austrocknen vertragen, doch ist unbekannt, wie lange sie in diesem Zustand lebensfähig bleiben. Alle Moose können aber nicht ohne Nachtheil ihren ganzen Wassergehalt verlieren und dieser mag wohl, selbst in trockener Zeit, nicht ganz aus Moosen entfernt werden, die z. B. auf Mauern leben und ihre Rhizoiden tief in das die Spalten ausfüllende Erdreich treiben, Hedwig's[3] Annahme, es würden alle Moose durch Austrocknen getödtet, kann jedenfalls nicht für alle Fälle richtig sein, doch ist auf die Angabe Necker's[4], es seien aus alten Herbarien entnommene Moose wieder aufgelebt, um so weniger Gewicht zu legen, als auch die meisten todten Laubmoose bei Zufuhr von Wasser ein straffes Aussehen erhalten.

Gifte.

§ 98. Es ist schon früher hervorgehoben, dass auch die zur Ernährung der Pflanze nothwendigen Stoffe in zu grosser Menge, oder wenn sie, wie freie Alkalien oder Säuren, in ungeeigneter Form geboten sind, eine Schädigung oder Tödtung der Pflanze bewirken, dass dieses aber auch durch viele für die Ernährung der Pflanze nicht nothwendige Stoffe erreicht wird, die wir gewöhnlich Gifte dann nennen, wenn sie schon in verhältnissmässig geringer Menge die Tödtung herbeiführen. Diese wird durchgehends erst durch eine gewisse Dosis des giftigen Körpers erzielt, der, in ganz geringer Menge geboten, entweder keinen bemerklichen oder doch nur einen schädigenden Einfluss geltend macht, welcher nicht zum Tode führen muss. Insbesondere erholt sich die Pflanze nach nur vorübergehender leichterer Einwirkung wieder, während längere Dauer der Einwirkung zumeist endlich den Tod herbeiführt, sei es durch direct schädliche Wirkung des influirenden Körpers oder durch Hemmung der vitalen Functionen, die allgemein nachtheilig für die turgescente Pflanze wird.

Zumeist sind die für den animalischen Organismus nachtheiligen Stoffe auch für die Pflanzen Gifte[5], doch gilt dieses nicht allgemein, und Kohlenoxyd ist z. B. für die Pflanze in selbst grosser Menge nicht oder nur sehr untergeordnet schädlich[6]. Vielleicht schützt auch die Undurchlässigkeit man-

---

1) Vgl. Hofmeister, Allgem. Morphologie 1868, p. 556.

2) Etude s. l. biére 1876, p. 80. Vgl. auch Schuhmacher, Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1875, Bd. 70, Abth. 1, p. 164. Nach Claude Bernard (Leçons s. l. phénomènes d. l. vie 1878, p. 54) erzeugte getrocknete Hefe noch nach 2jähriger Aufbewahrung Gährung. Auch soll frische Hefe durch einen 3—4tägigen Aufenthalt in absolutem Alkohol nicht getödtet worden sein. — Ebenso liegen Angaben vor, dass Sporen von Pilzen sowie Samen durch Liegen in Alkohol ihre Keimfähigkeit nicht verloren (Vgl. Hoffmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 331, und Nobbe, Samenkunde 1876, p. 283).

3) Humboldt, Aphorismen aus d. chem. Physiol. d. Pflanzen, übers. von Fischer 1794, p. 173. 4) Cit. bei de Candolle, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 876.

5) Vgl. Schübler, Flora 1827, Bd. 2, p. 755; de Candolle, Physiolog. végétale 1832, Bd. 3, p. 1363.

6) Siehe Bd. I, p. 198. Eine gewisse schädliche Wirkung bemerkte Kabsch, Bot. Ztg. 1862, p. 347 u. 358.

che Pflanzen gegen den Einflüss solcher Stoffe, die nur innerhalb des Protoplasmas tödtliche Wirkungen erzielen. Darin mag wohl die Ursache liegen, dass Kühne [1]) das Protoplasma der Staubfadenhaare von Tradescantia noch nach 17stündigem Aufenthalt in Veratrinlösung in Bewegung fand, und ein mehrtägiger Aufenthalt von Rübenschnitten in gesättigter Lösung von Morphiumacetat die Zellen nicht zum Absterben brachte [2]), denn in anderen Fällen erwiesen sich Alkaloide als wirksame Gifte, und Schwärmsporen wurden u. a. nach Strasburger [3]) durch Morphium schnell getödtet. Die meisten Gifte, insbesondere auch die Lösungen schädlicher Metalle und Metalloide, sowie die in Dampfform wirkenden Körper scheinen ihren Weg in das Innere des Protoplasmaorganismus relativ leicht zu finden [4]). Da nach Schübler [5]) die vegetabilischen Gifte auch auf die producirende Pflanze tödtlich influiren, wenn sie dieser dargeboten werden, so muss wohl Separirung dieser Stoffe im Innern des lebendigen Organismus oder Vorhandensein in zu geringer Menge den bezüglichen Pflanzen Schutz gegen den eigenen Giftstoff gewähren, sofern dieser präformirt vorhanden ist, was sicher nicht immer zutrifft, da z. B. bittere Mandeln Amygdalin führen, und Blausäure erst mit dem Tode der Zelle entsteht.

Die für Thiere bekannte, spezifisch ungleiche Empfindlichkeit treffen wir auch für vegetabilische Organismen wieder. Besonders widerstandsfähig gegen verschiedene Gifte hat sich Penicillium glaucum erwiesen, dessen Fortkommen in ziemlich concentrirten Lösungen von arseniger Säure und von Kupfervitriol beobachtet wurde, in welchen andere Schimmelpilze zu Grunde gingen [6]), und das auch gegen Uebermangansäure und Carbolsäure [7]) sich relativ widerstandsfähig zeigte. Ferner widerstehen die Sporen des gegen hohe Temperaturen so auffallend resistenten Bacillus verschiedenen Giften, wie Quecksilbersublimat, Kupfervitriol, Carbolsäure, in auffallend hohem Grade und keimen nach Beseitigung dieser Stoffe [8]). Uebrigens muss nicht Resistenz gegen ein Gift auch eine relative Unempfindlichkeit gegen ein anderes Gift bedingen, so dass die Anordnung der Gifte nach ihrer tödtlichen Wirkung nicht für alle Pflanzen dieselbe Reihenfolge liefern dürfte.

Ein näheres Eingehen auf die für die Pflanze giftigen Stoffe ist hier nicht geboten, wo wir die normalen physiologischen Functionen behandelten. Zudem sind die Pflanzen in der Natur dem Einfluss giftiger Stoffe verhältnissmässig selten, so durch Vulcane, Hüttenproducte u. s. w. ausgesetzt. Ferner sind die Ursachen, warum und wie bestimmte Stoffe giftigen Einfluss ausüben, noch nicht aufgedeckt [9]), und besondere Wirkungen auf einzelne Functionen sind gleichfalls nur in einzelnen Fällen bekannt. Auf derartige Erfahrungen ist,

---

1) Untersuch. über d. Protoplasma 1864, p. 100.

2) Pfeffer, Physiol. Unters. 1877, p. 142, Anmerkg.

3) Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 66.

4) Einige Angaben in Bd. I, § 9. 5) Flora 1827, Bd. 2, p. 757.

6) Jäger, Flora 1843, p. 486; Chatin, ebenda 1845, p. 214; Preuss, Bot. Ztg. 1848, p. 409; Hofmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 330.

7) Schroeter, Cohn's Beiträge zur Biologie 1875, Bd. 1, Heft 3, p. 39.

8) Brefeld, Unters. über d. Spaltpilze 1878, p. 11, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Ges. d. naturf. Freunde in Berlin.

9) Vgl. Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 84.

insofern sie, wie die Sistirung der Empfindlichkeit gegen gewisse Contactreize durch Chloroform, zur Einsicht in physiologische Functionen nutzbar gemacht werden können, an geeigneter Stelle Rücksicht genommen. Dieses gilt auch hinsichtlich der Bedeutung der partiären Pressung der Kohlensäure und des Sauerstoffs, der alkalischen oder sauren Reaction der Nährlösung und anderer derartiger Verhältnisse.

Eine Zusammenstellung über die Wirkung verschiedener Gifte findet sich bei de Candolle [1] und hier, sowie bei Treviranus [2] und Göppert [3], ist auch die ältere Literatur citirt. Verschiedene Angaben aus neuerer Zeit sind ferner mitgetheilt bei Nobbe [4] und bei Frank [5]. Von practischer Bedeutung sind bekanntlich die zur Desinfection benutzten Stoffe, wie Carbolsäure und Salicylsäure, geworden, die, wie viele andere Benzolderivate, die Entwicklung niederer und höherer Pflanzen hemmen, oder bei genügender Concentration den Tod herbeiführen. Schon bei einer Verdünnung von 1 zu 10 000 hemmt nach Schröter [6] Carbolsäure die Gährung durch Bacterien, deren Entwicklung nach Buchholz [7] ganz gehindert ist in einer Flüssigkeit, die in 100 Theilen 1 Theil Carbolsäure enthält, während Tödtung erfolgt, wenn der Carbolsäuregehalt auf 4 Proc. gesteigert wird. Demgemäss wird durch die übliche Desinfection mit Carbolsäure der Regel nach nur Hemmung der Gährthätigkeit und der Vermehrung der Bacterien, nicht aber Tödtung erzielt [8]. Von neueren Arbeiten, welche die Wirkung verschiedener Antiseptica und Gifte behandeln, sei noch hingewiesen auf: Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 179; Werneke, Bot. Centralblatt 1880, p. 648; Wenckiewicz, ebenda 1880, p. 1411; Meyer, ebenda 1881, Bd. 5, p. 3.

---

1) Physiologie végétale 1832, Bd. 3, p. 1324.
2) Pflanzenphysiologie 1838, Bd. 2, p. 721.
3) De acidi hydrocyanici vi in plantas commentatio, 1827.
4) Samenkunde 1876, p. 254. 5) Die Krankheiten d. Pflanzen 1880, p. 331.
6) Cohn's Beiträge z. Biologie 1875, Bd. 1, Heft 3, p. 49.
7) Bot. Jahresb. 1876, p. 264. 8) Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 27, 205 u. s. w.

Sachregister zu Band I und II.

Die mit * versehenen Seitenzahlen beziehen sich auf Band I.

Abkühlung durch Strahlung, Verdampfung u. s. w. 416.
Absorption im Boden und Ursachen *73, *77; s. ferner Boden.
— von Gasen *199.
— der Wärmestrahlen 416.
Abwerfen von Blättern u. s. w. 114.
Acetamid als Nahrung *242.
Adhäsionswasser *24.
Aeste, Abwerfen derselben 114.
— excentrische Verdickung 344.
— Grenzwinkel 299.
— Richtungsursachen 351.
— Senkung durch Kälte 43.
— von Trauerbäumen, Richtung 352.
— verstärkter Geotropismus nach Decapitiren des Hauptstammes 336.
Aether, Einfluss auf Bewegungsfähigkeit 278, 391.
Aetherische Oele *308.
Aethylamin als Nährstoff *233, *243, *298.
Aetzfiguren durch Wurzeln *79.
Albumine *296.
Algen, Asche *63.
— Communication 193.
— grosse Periode des Wachsthums 69.
— Heliotropismus 302.
— Leuchten 419.
— pulsirende Vacuolen 398.
— Regenerationen an 174.
— Resistenz gegen Kälte 438.
— symbiotische Wachsthumserfolge 162.
— Temperaturmaximum u. -Ultramaximum 128, 432.
— Verticibasalität 165. 169.
— Wachsthumsgeschwindigkeiten 82.
Alkalien *258.
— Einfluss auf Transpiration *151.
— Diosmose *45.
Alkalische Erden *259.
Alkaloide als Nahrung *243.
— Bedeutung *308.
Alkohol, Bildung durch intramol. Athmung und Gährung *360, *364.
— Gährungshemmung durch *377.
— als Nährstoff *233.
Allantoin als Nahrung *243.
Allasotonische Bewegungen 181.
Aluminium *257, *263.
Ameisensäure *302.
Amide, Bildung und Anhäufung *292, *298.
— als Reservestoffe *339.
— Umwandlung in Proteinstoffe *246.
— Vertretung *293.
— Wanderung *320.
Amidobenzoesäure kein Nährstoff *243.
Amidokörper als Nahrung *243. *258.
Ammoniak, Entstehung in d. Pflanze *246, *294.
— Ernährung durch *237, *242.
— Exhalation *241.
— gasförmiges als Nahrung *243.
— Oxydation *243.
— Wanderung *320.
Ammoniaksalze als Reizmittel 251.
Amöboide Bewegungen 360. 375.
Amygdalin *275, *307.
Anisotropie, Definition 120.
Anorganische Bestandtheile, s. Aschenbestandtheile.
Ansammlung von Stoffen, s. Wahlvermögen.
Antheren, Oeffnungsbewegungen 274.
Antheridien, Oeffnungsbewegungen 283.
Anticline Curven 94.
— Ablenkung 97.
Apheliotropismus 292.
Apogeotropismus 292.
Apostrophe 398.
Apposition, Wachsthum durch 50.
Arbeit, innere und äussere 3.
Arbeitskräfte und Arbeitsleistungen *378; 1.
Arbeitstheilung 174.
Arsen *264.
— Wirkung auf Pflanzen 454.
Asche der Pflanzen verschiedener und gleicher Standorte *63.
— Zusammensetzung *61.
Aschenbestandtheile *247.
— Anhäufung *62.
— entbehrliche *249, *261.
— Function *255.
— Nachweis der Nothwendigkeit *250, *253.
— Wanderung *327.
— Zufuhr durch Staub und Regen *70.
Asparagin als Nahrung *233, *242, *298.
— als Stoffwechselproduct u. dessen Anhäufung *292, *298.
— Wanderung *320, *342, *344.
Assimilation *187, s. Kohlenstoffassimilation.
Assimilirender Stoffwechsel *267.
Associations-Stoffwechsel *267.
Athmung *346.

Athmung in abgeschlossener Luft *352.
— Arbeitsleistung durch 4.
— Ausgiebigkeit *350.
— Bedeutung *378.
— Beziehung zwischen intramolecularer und normaler *370.
— Einfluss des Sauerstoffdruckes *373.
— grosse Periode *350.
— intramoleculare *360.
— Lichteinfluss *376.
— Lichtentwicklung ist davon abhängig 419.
— Methodisches *350.
— Stillstand *351.
— Temperatureinfluss *374.
— Ursachen *370.
— Verhältniss zur Assimilation *209, *347.
— verletzter Pflanzentheile *352.
— Verminderung der Trockensubstanz durch *352.
— Vertretung der plastischen Stoffe *355.
— Volumverhältnisse *355, *357.
— Wärmebildung durch 404.
Athmungsproducte *353, *377.
Aufnahme, Austausch und Auswandern von Stoffen, s. Osmose, Gasaustausch, Wasserbewegung.
Aufnahme fester Stoffe *41, *70.
Ausläufer, Circumnutation 190.
— Gewebespannung 30.
— Richtungsursachen 352.
Auslösung *5; 117.
Austrocknen, Einfluss auf Resistenz gegen Hitze 434.
— Tödtung durch 449.
Auswandern fester Stoffe aus Zelle *57, *62, *65.
Autonome Bewegungen 177, 184.
— Beinflussung durch Verletzungen 198.
— chemische Einflüsse auf dieselben 198.
— Elektrizitätseinfluss 199.
— Lichteinfluss 197.
— Mechanik 199.
— periodische und ephemere 184.
— der Schlingpflanzen 204.
— Schnelligkeit 191.
— Schwerkrafteinfluss 199.
— Temperatureinfluss 197.
Autonome Bewegungen, Verhältniss zwischen Maximum des Wachsens und der Krümmung 201.
Auxanometer 86.
Auxotonische Bewegungen 181.

Bacterien, s. Spaltpilze.
Baryum *247, *264.
Basis und Spitze, Gegensatz 165.
Bastzellen, Wasserbewegung in *123.
Bäume, Jahresperiode des Wachsens 106.
— Rissbildung durch Kälte 43.
— Stoffwanderung *344.
— Umkehrung der Verticibasalität 171.
Befruchtungsmechanik der Archegoniaten 374.
Behaarung, Einfluss auf Transpiration *143.
Beleuchtung, s. Licht.
Benzoesäure, Ernährung durch *233.
Berberin *306.
Bernsteinsäure als Nährstoff *233.
Bernsteinsäurebildung durch Gährung *364.
Berührung mit Wasser wirkt nicht als Reiz 152.
Berührungsreize, s. Mechanische Reize.
Betriebskraftgewinn *378; 1.
Beugung von Pflanzentheilen 22.
Bewegungen zur Aenderung derGleichgewichtslage 265.
— autonome und spontane, s. Autonome Bewegungen.
— auxotonische und allasotonische 181.
— der Chlorophyllkörper, s. Chlorophyllkörperbewegungen.
— durch chemische Reize, s. Chemische Reize.
— circumnutirende u. revolutive 177, 184.
— Einfluss von Elektrizität 279.
— — Wasserinjection 183.
— ephemere 193.
— epinastische u. hyponastische 194.
— freie Ortsbewegungen, s. Schwimmbewegungen und Gleitbewegungen.
— durch Frost 43.
Bewegungen, heliotropische und geotropische, s. Heliotropismus und Geotropismus.
— mechanische Ausführung 180.
— durch mechanische Reize, s. Reizbewegung durch Contact und Stoss.
— Nachwirkung, s. Nachwirkungsbewegungen.
— nyctitropische u. tägliche periodische, s. Nyctitropische Bewegungen.
— Oeffnungs- u. Schleuderbewegungen 279.
— — Beeinflussung durch äussere Verhältnisse 284.
— paratonische u. Receptionsbewegungen 177.
— pendelartige 177, 184.
— photonastische 287.
— des Protoplasmas, s. Protoplasmabewegungen und Protoplasmaströmungen.
— psychrometrische oder hydrotropische 345.
— resultirende Richtungsbew. 350.
— durch Temperaturschwankungen 231, vgl. Nyctitropische Bewegungen.
— Torsionsbewegungen 195.
— durch Turgescenzänderungen 276.
— Variationsbewegungen, s. Variationsbewegungen.
Bewegungscurve 179.
Bewegungsfähigkeit, Bedingungen für dieselbe und Starrezustände *380; 118, 274, 277.
Bewegungsgelenke, Biegungsfestigkeit derselben 184.
Bewegungsgrösse, Verhältniss zur Reizgrösse 179.
Bewegungsintensität, Ermittelung 184.
Bewurzlung *81.
— Einfluss äusserer Verhältnisse *82.
Bicarbonate, Zersetzung durch Assimilation *200.
Biegsamkeit turgescenter Gewebe 17, 22.
Biegungsfeste Construction 5.
Biegungsfestigkeit der Gelenke 183, 238.
Bilateralität 121.
— Einfluss auf Neubildungen 173.
Blätter, Aufnahme von organischer Nahrung *232.

Blätter, Aufnahme von Wasser und Salzen *69.
— Auswanderung der Aschenbestandtheile *328.
— Bewegungen durch Contactreize 245.
— Bewegungen durch Temperaturschwankungen 271, 274.
— Etiolement 138.
— Festigung 6.
— Formänderung durch Erschütterung 23.
— Geotropismus 300.
— Gleichgewichtslage im Licht u. im Dunkeln 355.
— grosse Periode d. Wachsthums 77.
— Heliotropismus 301, 304.
— Lichtlage 301.
— Nutationsbewegungen 195.
— nyctitropische Bewegungen 259.
— Orthotropismus in der Knospenlage 294.
— Reizbarkeit 232, 236, 244.
— Richtungsbewegungen 354, 357.
— Senkung durch Kälte 43.
— Sommerdürre *330.
— Stoffwanderung *342.
— tägliche Wachsthumsperiode 105.
— Theilbarkeit 173.
— Ursachen des Plagiotropismus 291.
— Verticibasalität 170.
— Wachsthum unter Einfluss von Beleuchtungswechsel 134.
— Wachsthumsgeschwindigkeiten 83.
— Wärmebildung 411.
Blattfall 114.
Blattflächen-Messung *142.
Blattgrösse, Einfluss der Schwerkraft 169.
Blattkletterer 215, 221.
Blattranken 202.
Blattscheiden als Festigungsmittel 9.
— Wasseransammlung in *69.
Blattstellung, Ursache der zweizeiligen an horizontalen Aesten 358.
Blattstiele, gefördertes Wachsen an submersen Pflanzen 159.
Blei *264.
Blüthen, Abstossen 114.
— Athmung *351.
Blüthen, Bewegungen durch Temperaturschwankungen 270.
— Entwicklung im Dunkeln 140, 143.
— Nutationsbewegungen 194.
— nyctitropische Bewegungen 259.
— Schleuderbewegungen 281.
— Wärmebildung 409, 413.
— Geotropismus 300.
Blüthenstiele, Beugungen durch Erschütterung 23.
— Dehnbarkeit 18.
— Heliotropismus 302.
— Richtungsursachen 352.
Bluten *155.
— Beeinflussung durch äussere Verhältnisse *162.
— Dauer *157.
— Methodisches *157.
— submerser Pflanzen *159.
— Verbreitung *156.
— vgl. Wasserausscheidung.
Blutungsdruck *161.
— Entstehung *168.
— Periodicität *167.
— in verschiedener Stammhöhe *160.
— zur Wasserversorgung unzureichend *120.
Blutungsmenge *158.
— Einfluss der Länge des Stammstumpfes *161.
— Einfluss von Druck *160.
— Jahresperiode und Tagesperiode *164.
Blutungssaft, Beschaffenheit *161.
Boden, Absorption *73, *77.
— auflösende Wirkungen durch Pflanzen *75.
— Bedeutung für Stoffaufnahme *70.
— Condensation von Wasserdampf *73.
— Verwitterung und Verwesung *74.
— Wasserhaltende Kraft *76.
— Wasservertheilung *71.
Bodenarten *71.
Bodenlösung *74.
Bodenqualität und Pflanzenvertheilung *264.
Bodenwurzeln *84.
Bor *264.
Borkebildung 38.
Brennstreifen in Pflanzenorganen 339.
Brom *259, *264.
Brutknospen 141, 164.

Caesium *247, *258, *264.
Caffein kein Nährstoff *243.
Calcium als Nährstoff *247, *259.
— Wanderung *327.
Calciumcarbonat, Incrustation *66.
— Vorkommen *260, *317.
— Zersetzung durch Assimilation *200.
Calciumoxalat *303.
Callus 154.
Cambiform, Stoffwanderung in *321, *323.
Carbolsäure als Nährstoff *233.
— Wirkung auf Pflanzen 455.
Carnin *294.
Carnivore Pflanzen, s. Fleischfressende Pflanzen.
Caseine *296.
Cellulose als Nährstoff *285.
— — Reservestoff *339.
Centrifugalapparate 306.
Centrifugalkraft, geotropische Wirkung 306.
— Einfluss auf Protoplasmabewegungen 388.
Chemische Beeinflussung autonomer Bewegungen 198.
— — der Protoplasmabewegungen 391.
Chemische Reize 249.
— Erfolg wiederholter Reizung 229.
— Mechanische Ausführung der veranlassten Bewegungen 250.
— Secretion durch 250.
— Zeitdauer u. Zeitlicher Verlauf der erzeugten Bewegungen 230, 250.
Chinin *243, *275.
Chlor als Nährstoff *247, *259.
Chloroform, Einfluss auf Bewegungsfähigkeit 239, 278, 373, 393.
— Einfluss u. s. w. *316.
Chlorophyll, Eisen zur Bildung nöthig *224, *257.
— in Thieren *189.
— Spektrum *225.
— Zerstörung im Licht *209, *222.
Chlorophyllapparat, Eigenschaften *221.
Chlorophyllbildung im farbigen Licht *223.
— Lichteinfluss *222.
— Temperatureinfluss *223.
Chlorophyllfreie Pflanzen, Ernährung *226.
— — Mangel d. Kohlenstoffassimilation *189.

Chlorophyllfreie Pflanzen, Synthese der Stickstoffnahrung *238.
Chlorophyllfunction, s. Kohlenstoffassimilation.
Chlorophyllkörner, Bildung um Stärke *196.
— Desorganisation *342.
Chlorophyllkörper, Formänderung 393.
Chlorophyllkörperbewegungen 392.
— Einfluss von Verletzungen 392, 396.
— Lichteinfluss 393.
— Mechanik 397.
— Periodicität 397.
— Schwerkrafteinfluss 388.
— Spektralfarbeneinfluss 397.
— Temperatureinfluss 396.
Chlorwasserstoffsecretion *66.
Cholesterin *308.
Chrysophansäure *275.
Cilienbewegung, siehe Schwimmbewegungen.
Cinchonin kein Nährstoff *243.
Circulationsbewegungen des Protoplasmas 377.
Circumnutationsbewegungen 177, 186.
— Schnelligkeit 191.
— Verhältniss zu Torsionen 188.
— s. autonome Bewegungen der Ranken- und Schlingpflanzen.
Cobalt *247, *264.
Cohäsion der Gewebe 17.
— — Zellhäute 10.
— — Zellhaut, Veränderung mit Wassergehalt u. äusseren Einflüssen 11, 14.
Cohäsionsverhältnisse *23; 5.
Collenchym, Elastizität und Cohäsion 11.
— als Festigungsgewebe 6.
— Wachsthum durch Dehnung über die Elastizitätsgrenze 60.
Colloide, Diosmose *53.
— osmot. Leistung *52.
Combinationsbewegungen 267, 350.
Concentration der Nährlösung *254.
— — — Einfluss auf freie Ortsbewegungen 374.
— — — Einfluss auf Wachsen 158.
Condensation des Wasserdampfs *70.
Coniferen, Induction der Dorsiventralität 166.
Coniin *308.
Constitutionswasser *24.
Contact mit Wasser wirkt nicht als Reiz 151.
Contactreize, Einfluss auf Wachsthum 151.
— Haftscheiben- und Haustorienbildung durch 223.
— Secretion durch *236; 250.
— s. Reizbewegungen durch Contact u. Stoss.
Contraction d. Protoplasmas *52; 389, 451.
Contractionsbewegungen 233.
Correlation, Bedeutung für Wachsen 160.
Corrosion durch Wurzeln *79.
Cotyledonen, Beeinflussung durch das Wachsen des hypocotylen Gliedes 162.
— Geotropismus 300.
— heliotropische Sensibilität der Spitze 328.
Cumarin *275.
Cuticula, Cohäsionsverhältnisse 12.
— Gasdurchtritt *88, *91.
— Lösung durch Secrete *231.
— osmot. Eigenschaften *48, *68, *70.
— Schichtenspannung 38.
— Transpiration durch *142.
— Wasserbenetzung *69.
Cystolithen *288.
— trajectorische Wachsthumscurven 94.

Dehnbarkeit von Geweben, Aenderung mit Alter 18.
— — Verhältniss zur Zuwachsbewegung 21.
— plasmolytischer Sprosse 18.
— der Zellwand *23; 10.
Dehnung, Bedeutung für Wachsthum 49, 57.
Desmidiaceae, Ortsbewegungen 367.
Destructiver Stoffwechsel *267.
Dextrin *281.
Dextrose *277.
Diageotropismus 291, vergl. Transversalgeotropismus.
Diaheliotropismus 291.
Diastase *231, *280, *315.
Diastole 399.
Diatomeen, Ortsbewegungen 364.
Dickenwachsthum 50, 61, 89.
— excentrisches 344.
Dickenwachsthum, grosse Periode 89.
— hohl werdender Stengel 91.
— Messung 89.
— tägliche Wachsthumsperiode 104.
— Verhältniss zum Längenwachsthum 89.
— Verhältniss von tangentialem und radialem Wachsthum 91.
— der Wurzeln und Verkürzung derselben 89.
Dicotylen, Festigung des Stengels 7.
Diffusion der Gase *89.
Diffusionszone *53.
Diosmose, s. Osmose.
Diplonastie 344.
Dissociation, Zersetzung durch *61.
Dissociations-Stoffwechsel *267.
Dorsiventrale Organe, Gleichgewichtslage und Bewegung 288, 353.
Dorsiventralität, Inhärenz und Induction 163.
Druck, Einfluss auf Wachsthumsvorgänge 151.
Druckfeste Construction 5.
Druckkraft durch Osmose *50.
Druckreiz, s. Mechanische Reize.
Druckspannung in Geweben 24.
Drüsenhaare, Reizbarkeit 245.
— Secretion *236.
Dunkelheit, s. Licht.
Dunkelstarre 276.
Durchgangsschnelligkeit der Gase *90.
Durchleuchtung *217.
Durchlüftungssystem *92, *96, *101, s. ferner Intercellularsystem.

Effusion der Gase *89.
Eigenwärme, s. Wärmebildung.
Eigenwinkel 299, 347.
Einzellige Pflanzen, autonome Bewegungen 201.
— Geotropismus 298.
— Heliotropismus 302.
— Wachsthum 67.
Eisbildung 441.
Eisen als Nährstoff *224, *247, *257.
Eiweiss, circulirendes *296.

Eiweissstoffe, Lösung durch Secrete *231.
— Metamorphosen *291, *300.
— als Nahrung *233, *243.
— osmot. Leistung *55.
— Qualität *296.
— Synthese *237, *241.
— Verarbeitung im Athmungsprozess *355.
— Verhältniss zu Phosphorsäure *330.
— Wanderung *319, *336.
Elastische Dehnung, Verhältniss zum spannenden Gewicht 13.
— Nachwirkung *28; 13.
Elastizität der Zellhaut *23; 10.
— der Zellhaut, Einfluss äusserer Verhältnisse 14.
Elastizitätsänderungen der Zellhaut in heliotropischen Krümmungen 322, 324, 326.
Elastizitätsverhältnisse 5.
— Bedeutung der Spannungen 14.
— beim Beugen 19.
— der Gewebe 17.
— plasmolytischer Sprosse 18.
Elektrische Ströme 423.
Elektrizität, Einfluss auf Bewegungen 199, 279.
— Einfluss auf freie Ortsbewegungen 373.
— Einfluss auf Protoplasmabewegungen 390.
— Einfluss auf Spaltöffnungen *94.
— Einfluss auf Wachsen 160.
— Einfluss auf Wimperbewegungen und pulsirende Vacuolen 400.
— Leitung in organisirten Körpern *23.
Embryonen, verticibasale Ausbildung 165.
Emulsin *307.
Endodermis *333.
Endophyten, Ernährung *226.
Endosperm, Ernährung durch *232, *240.
Entbehrliche Stoffe, Anhäufung *58, *62.
Entwicklungsperiode des Wachsens 66, s. Wachsthumsperiode.
Ephemere Bewegungen 184, 193.
Epidermis, Cohäsion 12.
— Spannung 28.
Epinastie 194.
— transversale 344.
Epiphyten, Ernährung *226.
Epistrophe 398.
Equisetumsporen, Keimung im Dunkeln 141.
Erfrieren, s. Gefrieren.
Erschlaffung durch Erschütterung und Stoss 23.
Erschütterung, Bewegung durch, s. Mechanische Reize.
— Einfluss auf freie Ortsbewegungen 373.
— Einfluss auf Protoplasmabewegungen 390.
— Einfluss auf Transpiration *150.
— Einfluss auf Wachsen 155.
— Erschlaffung durch 23.
Erwärmung, s. Wärme.
Essigsäure *302.
— Bildung durch intramoleculare Athmung *360.
Etiolement 138.
— anatomische Merkmale 141.
Etiolin *221.
Etiolirte Pflanzen, autonome Bewegungen 198.
— — Gewebespannung 31, 33.
— — Heliotropismus 337.
Excrete *268, *278.

Farbstoffe *308.
— Diosmose *43.
— Entfärbungen durch Gährung *367.
— zum Nachweis der Wasserbewegung *130.
— Zerstörung durch Licht 448.
Farbstoffbildung, Beeinflussung durch äussere Verhältnisse *309.
Farbstoffkörper *185.
Farne verticibasale Ausbildung 165.
Farrensporen, Keimung im Dunkeln 141.
Fermente *279, *315.
— Ausscheidung durch fleischverdauende Pflanzen *232.
— Ausscheidung durch Gährorganismen *366.
— Ausscheidung durch Wurzeln u. s. w. *76, *231.
— diastatische *280.
— invertirende *282.
— peptonisirende *297.
— Wirkungen im Endosperm *341.
Fermentorganismen *315.
Fermentwirkungen *231, 312, 315.
Ferrocyankalium als Nahrung *243.
Feste Körper, Aufnahme *70.
Festigkeit absolute 11.
Festigkeitsconstructionen, locale 8.
Festigkeitsmodul der Zellwand 11.
Festigung 5, 8.
— Bedeutung der Spannungen 14.
Festigungsgewebe 6.
Festigungsgewebe im Conflict mit anderen Functionen 8.
Fette als Nährstoff *277.
— — Reservestoff *338.
— Wanderung *319.
Fettferment *283.
Fettsäuren *283.
Feuchtigkeit, Einfluss auf Bewegungen 276, 280.
— Einfluss auf tägliche Wachsthumsperiode 101.
Fibrovasalstränge, s. Gefässbündel.
Filtration der Gase *89.
— des Wassers *124.
Filtrationsabnahme an Schnittflächen *125.
Filtrationswiderstand *53.
Flächenwachsthum 50.
Flechten, Austrocknungsfähigkeit 449.
— Resistenz gegen Kälte 438.
— Stoffaufnahme *70.
— Wachsthumsgeschwindigkeit 84.
Fleischfressende Pflanzen *227, *236.
— Fortkommen ohne Fleischkost *236.
Fluor *249, *262, *264.
Fluorescenz des Chlorophylls *217.
Fortleitung von Reizen 251.
Frostrisse 447.
Frostwirkung, s. Gefrieren.
Früchte, Abwerfen 114.
— Athmung *351.
— Oeffnungsbewegungen 281.
— Stoffwanderung *342.
— Wärmebildung 411, 413.
Fruchtentwicklung, Abhängigkeit von der Entwicklung des Embryos 162.
Frühlingsholz 155.
Frühtreiben 110.

Gährproducte *363.
Gährthätigkeit von Spross-

und Spaltpilzen in Conflict *367.
Gährthätigkeit und Wachsthum *380.
Gährung *346, *363.
— Ausgiebigkeit *369.
— Chloroformeinfluss u. s. w. *366.
— Hemmung durch Producte *377.
— Lackmusentfärbung durch *367.
— Oxydations- *366.
— Reductionen durch *369.
— Sauerstoffeinfluss *365, *368.
— Temperatureinfluss *375.
— Wärmebildung durch 413.
Gährvermögen, spezif. Differenzen *365.
Gährwirkung, Definition *345.
Gallenbildung 162.
Gallussäure *306.
Gasabsorption im Boden *74.
— in der Pflanze *109, *358.
Gasaustausch *85.
— bei Assimilation *192, *197.
— durch Cuticula und Kork *88.
— durch Filtration *86.
— durch Interdiffusion *86.
— osmotischer *86.
— Schnelligkeit *89.
— durch Spaltöffnungen und Lenticellen *92.
— Temperatureinfluss *91, *112.
— durch trockene u. imbibirte Häute *87, *91.
— Ursachen *103.
Gasblasen, Fehlen in turgescenten Zellen *102.
Gasblasenausscheidung *110, *187.
Gasblasenzählen, Methode desselben *203.
Gasdruck in der Pflanze *104.
Gase, Druck- u. Bewegungszustände *103.
Gasströme in Wasser- und Landpflanzen *111.
Gaswechsel *85.
Gaswege *85, *101.
Gefässbündel, als Festigungsgewebe 7.
— Wasserbewegung im *121.
Gefässe, Gaswechsel der *102.
— negativer Gasdruck in *104, *109.
Gefrieren, Bedeutung anhaltender Kälte 437.
— Bildung von Frostrissen 447.
Gefrieren, Einfluss der Culturbedingungen auf Resistenz 438.
— Eisbildung 440.
— Resistenz trockener und wasserarmer Pflanzen 439.
— Süsswerden der Kartoffel 448.
— Tödtung durch Aufthauen 436.
— — durch Austrocknen 447.
— — über Null 439.
— Unterschied von Erfrieren 435.
— Ursachen der Tödtung 445
— Volumänderungen durch 445.
— Wirkung wiederholten Gefrierens 436.
Gefrierpunkt 442.
Gelenkbewegungen 181.
— autonome 190, 192.
— geotropische 309.
— durch mechanische Reize 236.
— nyctitropische 255.
Gelenke, Gewebespannung 29.
Geotropische Induction 333.
— Krümmungen, Wachsthumsursachen 321.
— Nachwirkung 332.
— Sensibilität, innerhalb od. ausserhalb der Bewegungszone 323, 328.
Geotropismus 292.
— Aenderung mit Entwicklungsstadium 336.
— active u. passive Gewebe in der Krümmungszone 317.
— Ausgleichung geotropischer Krümmung 313.
— bei Bewegungshemmung 317.
— im Conflict mit Heliotropismus 338.
— Einfluss der Culturbedingungen 337.
— Einfluss geneigter Stellung der Organe 335.
— Einfluss des Mediums 337.
— Einfluss der Turgorhöhe auf Krümmung 325.
— Einfluss von Verletzungen 336.
— Expansionskraft auf Concav- u. Convexseite 319.
— Form der Krümmung 311.
— Gewebespannung in gekrümmten Organen 315, 321.
— Gewebespannung positiv u. negativ geotr. Organe 321.
Geotropismus, innere Ursachen der Bewegungen 321, 326.
— Krümmungskraft 316, 320.
— Mechanik der Bewegungen 308.
— Methodisches 305.
— mit u. ohne Wachsthum 295, 308.
— plagiotroper Organe 297, 300.
— Plasmolyse gekrümmter Organe 322.
— resultirende Bewegungen 350.
— der Schlingpflanzen 209.
— Schnelligkeit des Eintritts u. der Bewegung 313, 332.
— spezifischer 332.
— Steigerung mit Centrifugalkraft 334.
— transversaler 291.
— Ursache der Turgoränderungen 325.
— Verbreitung 297.
— Vereinigung positiver und negativer Elemente 290, 292.
— Verhältniss zwischen positivem u. negativem 338.
— Verhältniss zwischen Zuwachsschnelligkeit und Krümmungsthätigkeit 311, 313.
— Wachsthumsverhältnisse in d. Krümmungszone 310.
— Wassergehalt der antagonistischen Gewebe 325.
— Zusammenwirken der Sensibilitäts- u. Actionsfähigkeit 332.
Gerbsäuren *305.
Gerbsäure in Früchten *343.
Geschmeidigkeit der Pflanzentheile 17.
Gestaltung, Einfluss des Mediums 159.
Gewebe, Elastizität und Cohäsion derselben 17.
— Plasticität wachsender 18.
Gewebespannung 24.
— Ausbildung 29.
— Bedeutung für Festigung 6, 14.
— Bedeutung für Wachsthum 33, 57.
— Beeinflussung durch äussere Einflüsse 39.
— Beziehung zwisch. Längs- u. Querspannung 25, 37.
— Compression der Zellen 35.
— Dimensionsänderungen beim Isoliren mit und ohne Wasseraufnahme 32, 34.

Gewebespannung, Einfluss der Imbibition und Turgescenz 40.
— — auf Stoffwanderung *336.
— etiolirter Pflanzentheile 31. 33.
— der Gelenke 29.
— geotropisch u. heliotropisch gekrümmter Organe 315, 321.
— der Grasknoten 31.
— in Hutpilzen 31.
— Jahresperiode der Querspannung 36.
— Intensität 30, 35.
— Längsspannung 27.
— Lichteinfluss 43.
— Periodicität 43.
— Querspannung 35, vgl. Querspannung.
— in Rhizomen 30.
— Schichtenspannung 38.
— Schwankung 40.
— in Stengelorganen 27, 31.
— Temperatureinfluss 42.
— Verhältniss von Längs- u. Querspannung 37.
— in Winterknospen 30.
— in Wurzeln 31.
— Zerreissungen bei Kälte 43.
— Zerreissungen beim Trocknen 41.
— Zusammenhang von Spannungsmaximum und Wachsthumsmaximum 31.
— s. auch Querspannung, Schichtenspannung, Turgorspannung.
Gifte, Einfluss derselben auf pulsirende Vacuolen 400.
Giftwirkungen 453.
Gleichgewichtslage, Bewegungen zur Erreichung derselben 285.
Gleitbewegungen 360, 375.
— Einfluss mechanischer, chemischer und elektrischer Eingriffe 373.
— Lichteinfluss 367, 370.
— Mechanik 366.
— Temperatureinfluss 373.
— Veränderlichkeit der Lichtstimmung 370.
Globoide *339.
Globuline *296.
Glutamin *293.
Glycerin als Nahrung *233.
Glycerinbildung durch Gährung *364.
Glycirrhizin *306.
Glycocoll als Nahrung *242.
Glycolsäure *303.
Glycose als Assimilationsproduct *193.
— als Nährstoff *277.
— als Reservestoff *339.
— Wanderung *319. *332. *335.
Glycoside *306.
Grasknoten, Geotropismus u. Heliotropismus 309. 315.
Gravitation s. Schwerkraft.
Grenzwinkel 299.
Guanin als Nahrung *242. *294.
Gummi *302.
— osmot. Leistung *55.
Gynostemiumbewegungen 192.

Haftscheiben, Bildung durch Contactreiz 152, 223.
Hakenkletterer 202.
Harnsäure als Nahrung *242.
Harnstoff als Nahrung *233. *242.
Harze *308.
Hauptachse, Definition 66.
— Ersatz durch Seitenachsen 336.
Haustorien, Bildung durch Contactreiz 152, 223.
Hautplasma *31.
Hefewirkung, Definition *315. s. ferner Sprosspilze.
Heliotropische Induction durch intermittirende Beleuchtung 333.
— Krümmungsstreben bei gehemmter Bewegung 317.
— Nachwirkung 332.
— Wirkung in Combinationsbewegungen 350.
— — des Lichts verschiedener Intensität 334.
— — polarisirten Lichtes 341.
— — schiefwinklig einfallenden Lichtes 335.
— — verschiedenfarbigen Lichtes 340.
Heliotropismus, Aenderung mit Entwicklungsphasen 336.
— active u. passive Gewebe in der Krümmungszone 317.
— Ausgleichung heliotropischer Krümmung 313.
— auslösende Lichtwirkung 331.
— Begriff 292. 295.
— in Conflict mit Geotropismus 338.
— Elastizitätsänderungen d. Zellhaut 322. 324. 326.
— etiolirter Pflanzen 337.
Heliotropismus, Expansionskraft und Turgordifferenz der antagonistischen Gewebe 319.
— Form der Krümmung 311.
— Gewebespannung in gekrümmten Organen 315. 321.
— innere Ursachen der Bewegungen 321. 327.
— Krümmungskraft 316.
— laterale Flexion im prismatischen Spectrum 341.
— Mechanik der Bewegungen 308. 321.
— Methodisches 304.
— mit und ohne Wachsthum 295, 308.
— plagiotroper Organe 297. 303.
— Plasmolyse gekrümmter Organe 322.
— der Ranken 224.
— der Schlingpflanzen 208.
— Schnelligkeit des Eintritts u. der Bewegung 313, 332.
— Sensibilität und mechanische Ausführung sind auseinander zu halten 323. 328. 332.
— specifischer 332.
— transversaler 291.
— Turgoränderung in der Krümmungszone und Ursachen dieser Variation 319, 325.
— Verbreitung 297. 300.
— Vereinigung positiv und negativ heliotrop. Elemente 290. 292.
— Verhältniss zwischen positivem u. negativem 338.
— — Zuwachsschnelligkeit u. Krümmungsthätigkeit 311.
— Wachsthumsverhältnisse in der Krümmungszone 310. 315.
— Wechsel von positivem u. negativem 303.
— Zusammenwirken mit Photonastie 291.
Herbstholz 154.
Hesperidin *306.
Hippursäure als Nahrung *242.
— Zerspaltung *243.
Hohlwerden von Pflanzentheilen 37.
Holz, Ausdehnungscoefficient für Imbibition 42.
— Elasticitätsverhältnisse 10.
— Leitungsfähigkeit für Wasser *124.
— Reservestoffe im *344.

Holzkörper, Spannungen 28.
Holzpflanzen, Festigung 6.
— Stoffwanderung *344.
Honigthau *179.
Humus, Ernährung durch denselben *228.
Humusboden, physik. Eigenschaften *71.
Humuslösungen, Diosmose *229.
Humustheorie *228.
Hungerzustand, Einfluss auf Stoffwechsel u. Stoffwanderung *229. *334.
Hutpilze, Umwachsen von Grashalmen durch dieselben 157.
Hyaloplasma *31.
Hydrometeorische Bewegungen 277.
Hydrotropismus 345.
Hygroskopische Bewegungen 283.
Hypochlorin *194.
— Zerstörung im Licht *195. *209; 448.
Hypochromyl s. Hypochlorin.
Hypocotyles Glied, Etiolement 139.
— — heliotropische Sensibilität des oberen Theils 328.
Hyponastie 194.
— transversale 344.
Hypoxanthin *294.

Jahresperiode des Blutens *164.
— der Gewebespannung 45.
— der Transpiration *152.
— des Wachsens 106.
— — abgekürzte Vegetationszeit nordischer Pflanzen 112.
— — Bildungszeit der Jahresringe 112.
— — Entstehung 108.
— — Frühtreiben 110.
— — frühzeitiges Austreiben von Knospen 109.
— — Keimungsruhe der Samen 111.
— — Ruhezeiten in verschiedenem Klima 112.
— — im tropischen Klima 107.
— — Verhalten importirter Gewächse 108.
Jahresringe, Ausbildungszeit 112.
— Bildungsursache 154.
— in tropischen Gewächsen 155.
— Verdopplung 155.

Imbibition *24.
— Ausdehnung des Holzes durch 42.
— Bedeutung für Wasserbewegung *121.
— von Cuticula u. Kork *48, *68.
— Einfluss auf Protoplasmabewegungen 389.
— von Salzen *66
Imbibitionsbewegungen 283.
Incrustation durch Kalk, Eisen *66.
Indican *307.
Indigblau, Reduction *369.
Indigo *275.
Indigobildung in erfrierenden Blüthen 436.
Induction specifischer Gestaltung (locale u. stabile) 163.
Inductionsströme s. Elektricität.
Insectenverdauende Pflanzen *235.
Intercalares Wachsthum 64.
Intercellularsystem, Communication *96, *102.
— Gasaustritt aus Wunden *110.
— Gasdruck u. Gasbewegung *103, *109.
— Gaszusammensetzung *103, *107.
— Volumen *102.
Interdiffusion der Gase *89.
Intramoleculare Athmung *346, *360.
— — Wärmebildung 413.
Intussusceptions-Wachsthum 50, 53.
Inulin als Nährstoff *277.
— als Reservestoff *339.
Invertin *231, *282.
Jod *259, *264.
Isolirung von Organen, Einfluss auf Wachsen 161.

Kalium *247, *258.
— Secretion aus Pflanze *330.
— Wanderung *327.
Kaliumoxalat *258.
Kalk s. Calcium.
Kalkpflanzen *265.
Kälte, vgl. Gefrieren und Temperatur.
Kältestarre 275.
Kältetod s. Gefrieren.
Kampher *308.
Keimpflanzen, Athmung *352.
— Hervorbrechen aus dem Boden 347.
— Nutationsbewegungen 195.
— Substratrichtung 348.
Keimpflanzen, Wachsthumsbeeinflussung durch Beleuchtung und verschieden brechbare Strahlen 137, 148.
— Wachsthumsbeeinflussung durch Temperatur 126.
— Wärmebildung 411, 413.
— Keimung der Samen *339.
Kernholz, Leitungsfähigkeit für Wasser *124.
— Festigkeit 13.
Kieselpflanzen *265.
Kieselsäure *247, *262.
— Ablagerung *60, *63.
Kletterpflanzen 202.
Klinostat 306.
Knollen, Jahresperiode des Wachsens 111.
— Stoffwanderung *344.
Knospen, Auswachsen nach Decapitiren 162.
— Gewebespannung 30.
— ungleicher Dignität, Auswachsen 171.
— Wärmebildung 410.
Knospenruhe und Verhinderung der Ruhezeit 109.
Knoten, Geotropismus und Heliotropismus 309.
Kohlehydrate, Bildung durch Assimilation *192.
— als Nahrung *233, *277.
— als Reservestoffe *338.
Kohlenoxyd *198, *353; 453.
Kohlensäure, Absorption *358.
— Assimilation, s. Kohlenstoffassimilation.
— Austausch *88.
— Einfluss auf Athmung und Gährung *377.
— im Assimilationsprocess nicht ersetzbar 198.
Kohlensäurebildung durch Athmung *353.
Kohlensäuredruck, Einfluss auf Assimilation *205.
Kohlensäuregehalt d. Gase in der Pflanze *108.
Kohlensäuremengen durch intramoleculare Athmung *361.
Kohlensäurequellen für Assimilation *201.
Kohlenstoffassimilation *182.
— Ausgiebigkeit *201.
— Bedeutung der Kohlensäuremenge *205.
— Gasabscheidung *202.
— Herkunft der Kohlensäure *201.
— Historisches *186.

Kohlenstoffassimilation, Kohlensäure ist nicht ersetzbar *198.
— Lichteinfluss *208.
— Methodisches *188, *203.
— Nothwendigkeit des Chlorophyllapparates *189.
— Producte *189, *195, *197.
— Theorien *218.
— Verhältniss zur Athmung *182, *187, *209, *347.
— — von Kohlensäure und Sauerstoff *197.
Kohlenwasserstoffe durch Gährung *364.
— von Pflanzen nicht zersetzt *198.
Kork, Bedeutung beim Abstossen von Pflanzentheilen 115.
— Gasdurchtritt *88, *91.
— osmot. Eigenschaften *48, *68, *70.
— Transpiration durch *142, *145.
Körnerplasma *31.
Kriechbewegungen 360.
Krümmung durch Erschütterung und Stoss 23.
Krümmungsbewegungen 176.
Krystalloide aus Eiweissstoffen *256.
— Molecularstructur *20.
— Wachsthum 50.
Krystalloidlösungen; Diosmose und osmotische Leistungen *52.
Kupfer *264.
Kupfervitriol, Wirkung auf Pflanzen 454.

Laevulose *277.
Lagern des Getreides *263.
Landpflanzen, Wachsen unter Wasser 158.
Landwurzeln *84.
Längenperiode des Wachsens 67.
Längenzuwachs, s. Wachsthum.
Längsachse, Definition 65.
Längsspannung 27.
Laubmooskapseln, Dorsiventralität 169.
Lebensdauer 427, 452.
Lebermoose, dorsiventrale Induction 164.
— Entwicklung im Dunklen 141.
Leistungen der Pflanze 1.
Leitbündel, Regeneration 174.
Lenticellen, Gasaustausch durch *92.
— Schliessung *95.
Lenticellen, Transpiration *145.
— Wegsamkeit *98.
Leucin als Nahrung *233, *242.
— als Stoffwechselproduct *293.
Licht, Blattbewegungen durch Insolation 265.
— heliotropische und photonastische Wirkung, s. Heliotropismus.
— phototonische Wirkung 131, 276.
— polarisirtes, dessen heliotropische Wirkung 341.
— Tödtung durch intensives 448.
— verschiedener Wellenlänge s. Spektralfarben.
Lichteinfluss auf Assimilation *208.
— — Athmung *376.
— — autonome Bewegungen 197.
— bei bilateraler Induction 164.
— auf Chlorophyllbildung *221.
— — Chlorophyllkörperbewegungen 393.
— — Farbstoffbildung 309.
— — Gewebespannung 43.
— in nyctitropischen Bewegungen 260.
— auf Oeffnungs- u. Schleuderbewegungen 284.
— — Protoplasmabewegungen 386.
— — Reizbarkeit 224.
— — Schwimm- und Gleitbewegungen 367.
— — Spaltöffnungsweite *99.
— in der Tagesperiode des Wachsthums 99.
— auf Wachsen u. Gestaltung 129—147, 169.
— — Nachwirkungen 134.
— auf Wachsthum negativ heliotropischer Organe 137.
— — —, Reactions- und Inductionszeit 186.
— — — Verdunklungserfolge 138.
— — — Wirkung intensiven Lichtes 131.
— — — Wirkung der Strahlen verschiedener Wellenlänge 147.
— — Transpiration *148.
Lichtentwicklung 418.
— Temperatureinfluss 420.
Lichtentziehung, Bedeutung für Abstossen von Pflanzentheilen 115.
Lichtentziehung, Begünstigung der Wurzelbildung durch 133.
Lichtlage der Blätter 301.
Lichtstimmung frei beweglicher Organismen ist veränderlich 369.
Lichttod, Bedeutung des Sauerstoffs 448.
— Wirkung verschieden brechbarer Strahlen 448.
Lichtwechsel, Reizwirkung desselben 387.
Lithium *247, *258, *264.
— als Mittel zum Nachweis der Wasserbahnen *130.
Locomotorische Bewegungen 359.
Luftwurzeln, Heliotropismus 301.
— als Kletterorgane 224.

Magnesium als Nährstoff *247. *259.
— Wanderung *327.
Magnetismus, Einfluss auf Wachsen 160.
Maltose *281.
Mangan *257. *263.
Mannit *277. *285.
— Verathmung desselben *360.
— Vergährung desselben *362.
— Wanderung desselben *319. *343.
Mark, Gewebespannung 28. 33.
— Reservestoffe in dem *344.
— Verhalten bei geotropischen Bewegungen 318.
— Wasserbewegung im *124.
Markstrahlen, trajectorische Anordnung 94.
Massenbewegung 1.
Maximum der Functionen 118.
Mechanik des Wachsens (Allgemeines) 46.
Mechanische Reize s. Contactreize und Reizbewegungen durch Contact u. Stoss u. Protoplasmabewegungen.
Meristem, Elastizitätsverhältnisse 18.
Mestom 9.
Metaplasma *31.
Meteorische Bewegungen 277.
Methylamin als Nährstoff *233, *243, *298.
Micell *12.
Micellgestalt *18.
Micellverband *13.

Mikrochemie *273, *330.
Milchröhren *321, *325.
Milchsaft *325.
— Reaction *317.
Milchzucker *279.
Milzbrandbacterien *234.
Minimum von Functionen 118.
Molecularbewegung 1, 361, 375, 381.
Molecularstructur organisirter Körper *11.
— des Protoplasmas *31.
— Zerstörung *29; 447.
Molekülverbindung *13.
Monocotylen, Festigung des Stengels 7.
Moose, Austrocknungsfähigkeit 449.
— Heliotropismus 304.
— Resistenz gegen Kälte 438.
— Stoffaufnahme *69.
Moosblätter, Regeneration 174.
Moossporen, Keimung im Dunkeln 141.
Morphium kein Nährstoff *243.
— Wirkung auf Pflanzen 454.
Mycose *277.
Myronsaures Kali *306.
Myrosin *307.

Nachreifen der Samen *329.
Nachwirkung, geotropische u. heliotropische 332.
— der Wachsthumsvorgänge 101, 119.
Nachwirkungsbewegungen 179.
Nadelhölzer, Induction der Dorsiventralität 166.
Nährboden, Einfluss auf Aschenzusammensetzung *64.
Nährlösungen *253.
— Beeinflussung der Asche der Pflanze *64.
— Einfluss d. Concentration auf Bewurzlung *83.
— Einfluss auf Wachsen 157.
— Entziehung eines Stoffes *63.
— Modification durch Stoffaufnahme *63.
— Reaktion u. Reaktionsänderung *65, *234.
Nährstoffe *179.
— Abhängigkeit der Verwendung von Beleuchtung 147.
— anorganische s. Aschenbestandtheile.
— organische *225, *233.
— stickstofffreie *277.
Nährstoffe, Vertretung der organischen *269.
— Wanderung s. Stoffwanderung.
Narben, Reizbarkeit 232, 245.
Natrium als Nährstoff *247, *258.
— Wanderung *328.
Nebenblätter, Einfluss der Hauptblätter auf Bildung 162.
Nectar, Zusammensetzung *176.
Nectarien, Secretion *176.
— Secretionsbeeinflussung durch Licht, Temperatur, Turgescenz *178.
Negativer Heliotropismus u. Geotropismus, s. Heliotropismus u. Geotropismus.
Neubildungen, Abhängigkeit von Beleuchtung 133.
— Verhältniss zu Fortbildungen 122.
Neubildungsvorgänge 172.
Nickel *247, *257, *264.
Niederblätter, Einfluss von Verletzungen auf Bildung 162.
— Verhalten im Dunkeln u. im Licht 143.
Niederschlagsmembran *34, *36.
Nitrate, Reduction *369.
Nitrobenzoesäure keine Nahrung *243.
Nuclein *296.
Nutation von Blüthenstielen 352.
— undulirende 195.
Nutationsbewegungen 177.
— autonome 184.
— ephemere 194.
— mit Torsion 194.
Nyctitropische Bewegungen 254.
— Einfluss des statischen Momentes 267.
— — Entstehung 260.
— — in Conflict mit anderen Bewegungen 267, 274.
— — geotropische Beeinflussung 268.
— — Habituelles 260.
— — innere Ursachen 269.
— — Insolationseinfluss 265.
— — Intensität 269.
— — Mechanik 255, 266.
— — Mechanik d. Nachwirkungsbewegungen 256.
— — Nachwirkungsbewegungen 262.
— — Nutzen 259.
Nyctitropische Bewegungen, paratonische Wirkung der Verdunklung 264.
— — Reactionszeit 268.
— — starrer und receptiver Zustand 275.
— — durch Temperaturschwankungen 270.
— — Veränderung der Gleichgewichtslage der Blätter 265, 271.
— — Verhältniss zu andern Bewegungen 266.

Oeffnungsbewegungen 279.
— Einfluss äusserer Verhältnisse 284.
Oel, aetherisches *308.
— als Assimilationsproduct? *193.
— — Nährstoff *277.
— — Reservestoff *338.
— Verathmung *355.
— Wanderung *319, *335.
Oelferment *283.
Optimum von Functionen 118.
Organeiweiss *296.
Organische Stickstoffnahrung *243.
Organische Säuren als Nahrung *233.
— — Bedeutung *302.
— — osmot. Leistung *55; 242.
— — Secretion durch fleischverdauende Pflanzen *236.
— — Verhalten in Früchten *343.
— — Zersetzung durch Licht *199.
Organische Stoffe, Absorption im Boden *73, *77.
— — elektive Ernährnug durch *233.
— — als Nahrung *225.
— — Production, s. Assimilation.
— — als Stickstoffnahrung *243.
— — Synthese der stickstoffhaltigen *237.
Organisirte Körper, Definition *35.
— — Physikal. Eigenschaften *10; 10.
— — Quellung *23, *27.
— — Wachsthum 50.
— — Wassergehalt *28.
— — Unterschied von unorganisirten *24.
— — Ursache der Schichtung und Streifung *17.
— — Zerstörung der Molecularstructur *29.

Orthotrope Organe 287.
— — Diageotropismus und Diaheliotropismus 292.
— — Entstehung durch Zusammenrollen plagiotroper 294.
— — Plagiotropismus 291.
Ortsbewegungen 359.
— passive 360.
— im Protoplasma, s. Protoplasmabewegungen und Protoplasmaströmungen.
— mittelst Wimpern, s. Schwimmbewegungen.
— ohne Wimpern 364, s. Gleitbewegungen und Protoplasmabewegungen.
Oscillarieen, Ortsbewegungen 364.
Osmose, Bedeutung für Wasserbewegung *121.
— Beeinflussung durch Gährthätigkeit u. s. w. *46.
— der Gase *89.
— Einfluss auf Wasseraufnahme *132.
— entbehrlicher Stoffe *47.
— gelöster Stoffe *45, *335.
— Gewinn an Betriebskraft durch 3.
— von Humuslösungen *229.
— specifische Differenzen *66.
— Theorie *47, *53.
— Wege des Austausches *47.
— Zersetzung durch *60, *80.
Osmotische Druckkraft *50.
— — Schwankungen *55.
Osmotische Eigenschaften der Zelle *34.
— — von Cuticula und Kork *48.
Osmotische Spannung, s. Turgor.
Osmotisches System der Zelle *34, *50.
Osmotische Wasserausscheidung *154, *169.
Oxalate *303.
Oxamid als Nährmaterial *233.
Oxalsäure als Nährmaterial *233.
— Bedeutung *304.
Oxydation des Ammoniaks *243.
Oxydationsgährung *366.
Ozon entsteht nicht bei Assimilation *198.
— Einfluss auf Athmung *374.

Palmellaceae, Pulsirende Vacuolen in denselben 398.
Pandorineen, Bewegungen 361.
Pangenesis 174.
Paraheliotropismus 265.
Parasiten, Ernährung *180, *226.
— Haustorien 223.
Parenchym als Festigungsgewebe 7.
Pektinstoffe. *307.
Pepsin *231, *297, *315.
Peptone *232, *243, *295, *297.
Pericline Curven 94.
Periode, grosse, der Protoplasmabewegungen 377.
— — des Wachsens, s. Wachsthumsperiode.
— — der Wärmeproduction 405.
Periodicität der Gewebespannung 43 (Tagesperiode und Jahresperiode).
— jährliche, des Wachsens 106.
— tägliche, des Wachsthums 100.
— der Lichtstimmung frei beweglicher Organismen 370.
Periodische Bewegungen, autonome 184.
Periodische Tagesbewegungen, s. nyctitropische Bewegungen.
Pfropfhybriden *314.
Phosphate, Reizbarkeit durch 251.
Phosphor *247, *260.
Phosphorescenz, s. Lichtentwicklung.
Phosphorige Säure *260.
Phosphorsäure als Nahrung *260.
— Wanderung *327.
Phosphorwasserstoff *260.
Photochemische Induction bei Wachsthumsvorgängen 135.
Photonastie 287.
— Zusammenwirken mit Heliotropismus 291.
Phototaxis 367.
Phototonus 130, 276.
Pikrinsäure kein Nährstoff *243.
Pilze (Spaltpilze), Beeinflussung des Wachsens durch Molecularbewegungen 156.
— Einschränkung auf bestimmte Substrate *234.
— Ernährung *226. *242. *247. *254. *258.
— Geotropismus 298.
Pilze (Spaltpilze), grosse Periode des Wachsthums 69, 78.
— Heliotropismus 301.
— Leuchten 418.
— Lichteinfluss auf Wachsthum 133, 136, 140, 148.
— Nährlösungen *254.
— nothwendige Elementarstoffe *247. *258.
— Regenerationsvorgänge 174.
— Resistenz gegen Kälte 438.
— Stickstoffbedürfniss *242.
— Substratrichtung 348.
— symbiotische Wachsthumserfolge 162.
— tägliche Wachsthumsperiode 104.
— Temperatureinfluss auf Wachsthum 128.
— Umwachsen von Grashalmen durch Hutpilze 151.
— verticibasale Ausbildung 165.
— Wachsthumsschnelligkeit 83.
— Wachsen in concentrirter Lösung 158.
Plagiotrope Organe 287.
— — Entstehung durch Vereinigung orthothroper Elemente 292.
— — Geotropismus 300.
— — Heliotropismus 303.
— — liefern durch Zusammenrollen orthotrope 294.
— — Richtungsbewegungen 289. 339.
Plagiotropismus, Ursachen 289.
Plasmamembran *32.
— Aufnahme fester Körper *41.
— osmotische Eigenschaften *43.
Plasmodien, Lichteinfluss auf Bewegungen 386.
— Bewegungen 382.
— Pulsirende Vacuolen 398.
— Schwerkrafteinfluss auf Bewegungen 388.
Plamolyse *52; 20, 183.
— autonom bewegter Organe 200.
— heliotropisch u. geotropisch gekrümmter Organe 322.
— von Ranken 218.
Plasmolytische Zellen, Absterben derselben 452.
Plasticität junger Gewebe 19.
Plastische Stickstoffkörper *291.

Plastische Stoffe *267.
Plastochron 70.
Polarisationserscheinungen 21.
Polarisirtes Licht, heliotropische Wirkung 341.
Polioplasma *31.
Pollenschläuche, Anschmiegen derselben 152.
Positiver Heliotropismus u. Geotropismus, s. Heliotropismus u. Geotropismus.
Pollenschläuche, Lichteinfluss auf Wachsthum 138.
— Wachsen in concentrirter Lösung 158.
Porencanäle, trajectorische Anordnung 94.
Primordialzellen, Bildung von Zellhaut *286.
Propylamin als Nahrung *242.
Proteinkrystalloide *257.
— Translocation derselben *336.
Proteinstoffe, s. Eiweissstoffe.
Prothallien, Heliotropismus derselben 302.
— locale Induction der Dorsiventralität 165.
Protoplasma, Baustoffe *295.
— Reaction 317.
— Structur u. Aggregatzustand *31—36.
Protoplasmabewegungen 374.
— Abhängigkeit von Athmung *380.
— allgemeine äussere Bedingungen dafür 383.
— amöboide 375.
— centripetale u. centrifugale 377.
— Einfluss chemischer Agentien 39.
— — von Feuchtigkeitsdifferenz 388.
— — Kaliumcarbonat auf Plasmodien 382.
— — der Schwerkraft 388.
— — der Spektralfarben 387.
— — von Verletzungen 389.
— — des Wassergehaltes 389.
— Lichteinfluss 386.
— mechanische u. elektrische Einwirkungen 390.
— plasmolytischer Zellen 389.
— Temperatureinfluss 385.
— s. auch Chlorophyllkörper.
Protoplasmafragmente, Regeneration 173.
Protoplasmaströmungen 377.
— grosse Periode 377.
— Mechanik 379.
Protoplasmaströmungen, Schnelligkeit 377.
Protaplasmavacuolen 398.
Psychrometrische Bewegungen 345.
— — der Plasmodien 388.
Pulsirende Vacuolen 398.

Quecksilber *264.
Quecksilbersalze, Wirkung auf Pflanzen 454.
Quellung, Mechanik *23.
— nach verschiedenen Dimensionen *20, *22.
— Wärmebildung durch dieselbe 413.
Quellungsarbeit *26.
Quercitrin *306.
Querspannung 25, 35.

Radialspannung 25, 35.
Radiäre Organe, Orthotropismus ders. 288.
Ranken 202, 213.
— allseitig und einseitig reizbare 214.
— Ausgleichung der Krümmungen 215.
— Bewegungsmechanik 218, 220.
— Circumnutation 190.
— Dicke der Stütze 216.
— Druck gegen d. Stütze 217.
— Empfindlichkeit 215.
— Einrollung 217.
— Haftscheibenbildung 223.
— Heliotropismus 224, 301.
— Injectionswirkung 220.
— Lichteinfluss auf Reizbarkeit 224.
— plasmolytische Versuche mit denselben 219.
— Reizbarkeit 214.
— Wassercontact reizt nicht 215.
Reaction der Nährlösungen *80.
Reactionsänderung durch Wahlvermögen *65.
Reactionsfähigkeit, Modification derselben 120, 162.
Receptionsbewegungen 177.
Receptivität, Veränderlichkeit derselben 120.
Reductionen durch Gährung und intramoleculare Athmung *369.
Reduction der Salpetersäure *243.
Reflexbewegungen 248.
Regeneration verletzter Theile 172.
Reizbewegungen, Curve derselben 179.
Reizbewegungen, elektromotorische Vorgänge in denselben 424.
Reizbewegungen durch Contact und Stoss 222, 224.
— — — Bewegungsintensität 238.
— — — elektrische Reizung 279.
— — — Fortleitung d. Reize 251.
— — — Mechanik 227, 232, 243, 246.
— — — Nutzen 231.
— — — d. Ranken, s. Ranken.
— — — Starre u. Receptivität 239, 274.
— — — Trennung der sensiblen u. bewegungsthätigen Zone 246, 252.
— — — Unterschied von Resorptionsbewegungen 248.
— — — Verlauf der Bewegungen 230.
— — — Wassercontact ist kein Reiz 232.
— — — in Wurzeln 249.
Reizfortpflanzung 152, 178, 251.
Reizgrösse, Verhältniss zur Bewegungsgrösse 179.
Reizung durch Transpirationswechsel 231.
Reproductionsvorgänge 172.
Reservestoffe *277, *338.
— Ablagerung *322.
— Aschenbestandtheile *327.
— in Bäumen *344.
— partielle Entziehung *337.
— Verhältniss von anorganischen u. organischen *338.
Resorptionsbewegungen, s. chemische Reize.
Retinispora 168.
Rhizoide, Einfluss der Schwerkraft auf deren Bildung 343.
— Heliotropismus 302.
— Geotropismus 298.
— Verwachsungen *73, *77, *81.
Rhizome, geotropische Aufwärtswendung horizontal gewachsener 336.
— Jahresperiode des Wachsens 111.
— Plagiotropismus radiärer 288.
— Stoffwanderung *344.
— Verticibasalität 170.
Richtungsbewegungen 282.
— vom Eigenwinkel u. Substrat abhängige 347.

Richtungsbewegungen, resultirende 350.
Ringelung, Bedeutung für Verticibasalität 171.
Ringelungsversuche *321.
Rohrzucker als Reservestoff *338.
— Wanderung *319.
Rotationsapparate für geotropische Experimente 306.
Rotationsbewegungen d. Protoplasmas 377.
Ruberythrinsäure *307.
Rubidium *247, *258, *264.

Salicin *275.
Salicylsäure als Nährstoff *233.
Salpetersäure als Nahrung *237, *242.
— Reduction *243.
— Wanderung *320.
Salze, Absorption im Boden *73, *77.
— Auswittern *59, *66.
— Diosmose *45.
Salzlösungen, Einfluss auf Transpiration *151.
Salzpflanzen, Entbehrlichkeit des Chlornatriums *258.
Samen, Austrocknungsfähigkeit 449.
— Keimung *339.
— — unreifer und verstümmelter *337.
— Keimungsruhe 111.
— Lebensdauer im trocknen Zustand 452.
— Stoffwanderung in *343.
— Wärmebildung durch Quellung 413.
Sameneiweiss, Ernährung durch *232, *340.
Samenfäden, Bewegungen, s. Schwimmbewegungen.
— Eindringen derselben in das Archegonium 374.
— Entleerung 283.
Samenlappen, s. Cotyledonen.
Saprophyten, Ernährung *180, *226.
Sarkin *294.
Sauerstoff, Bedeutung für Starrezustände und Receptivität 277.
— Einfluss auf Gährung *368.
— Entstehung im Assimilationsprocess *183, *197.
— Gasaustausch *88.
— Nothwendigkeit *378.
— — für Bewegungen 277, 391.
— Thätigkeiten ohne *379.
Sauerstoffathmung *346.
Sauerstoffathmung der Gährungsorganismen *366.
Sauerstoffconsum in der Athmung *355.
Sauerstoffeinfluss auf Protoplasmabewegungen 391.
Sauerstoffgehalt der Gase u. Gasblasen *108, *203.
Sauerstoffpressung, Einfluss auf Athmung *373.
Säuren, Diosmose *45.
— Einfluss auf Transpiration *151.
— organische, als Nahrung *233.
— Secretion *75, *78, *231, *236.
Saussure's Gesetz für Stoffaufnahme *64.
Schall, Fortpflanzung in organisirten Körpern *23.
Schallwellen, Einfluss auf Wachsen von Spaltpilzen 156.
Schichtenspannung 38.
— Bedeutung für Festigung 14.
Schizomyceten s. Spaltpilze.
Schlafbewegungen s. nyctitropische.
Schleimpilze, Bewegungen 382, 386.
Schleimstoffe *302.
Schleuderbewegungen 279.
— Einfluss äusserer Verhältnisse 284.
Schliesszellen s. Spaltöffnungen.
Schlingpflanzen 180, 204.
— Bildung freier Windungen 205.
— Circumnutation 190, 204.
— Concavität der nutirenden Sprossspitze 212.
— Dicke der Stützen hat Bedeutung 210.
— Geotropismus 205, 209.
— Heliotropismus 208.
— horizontale Stützen werden nicht umwunden 210.
— Reizbarkeit fehlt 206.
— Torsion in 211.
— Windungsrichtung 206.
Schmarotzer, Ernährung *226.
Schwärmsporen, Bewegungen derselben s. Schwimmbewegungen.
— Entleerung 283.
— Erfrieren 439.
— Pulsirende Vacuolen in 398.
— Theilbarkeit 173.
Schwärmsporen, Tödtung durch Wasserwechsel 374.
Schwefel, Entstehung durch Reduction *369.
Schwefelsäure als Nährstoff *238, *247, *260.
— als Stoffwechselproduct *294.
Schwefelwasserstoff, Bildung durch Athmung *353, *364.
Schweflige Säure als Nährstoff *251.
Schwerkraft, Ausbildung excentrisch verdickter Achsen durch Schwerkraft 344.
— Einfluss auf autonome Bewegungen 199.
— — — Blattgrösse 169.
— — — nyctitropische Bewegungen 268.
— — — Protoplasmabewegungen 388.
— — — Reproductionsvorgänge 175.
— — — Rhizoidbildung 343.
— — — Verticibasalität 171.
— — — Wachsen der parallel mit der Hauptachse wirkenden Schwerkraft 342.
— geotropische Wirkung 295, 305.
— Induction von Bilateralität 165.
— mechanische Wirkungen durch Belastung 342.
Schwimmbewegungen 359.
— Einfluss des Mediums (Concentration u. s. w.) 374.
— Einfluss mechanischer, elektrischer u. chemischer Eingriffe 373.
— Lichteinfluss 367, 370.
— farbiges Licht 372.
— Lichtstimmung ist veränderlich 370.
— Schnelligkeit 363.
— Temperatureinfluss 373.
Schwimmen, passives 360.
Schwungkraft, s. Centrifugalkraft.
Sclerenchym, Elastizität u. Cohäsion 11.
— als Festigungsgewebe 7.
Secrete *268.
— Lösungsvermögen *75, *78, *231, *236.
Secretion fleischverdauender Pflanzen *236.
— durch mechanische und chemische Reize 250.
— von Stickstoffverbindungen *240.

Secretion von Wasser, s. Bluten und Wasserausscheidung.
Seitenwurzeln, Plagiotropismus 288.
Selbstgährung *369.
Selbstregulation durch Producte *234.
Selen *264.
Siebtheil, Stoffwanderung im *321, *323.
Silber *264.
Silicium *247, *262.
Somatotropismus 349.
Sommerdürre der Blätter *330.
Sonnenlicht s. Licht.
Spaltöffnungen, Gasaustausch durch *92.
— Gasdurchgang unter Druck *98.
— submerser Pflanzen *92.
— Transpiration durch *143.
— Veränderlichkeit der Spaltweite *93, *99.
— Verstopfung derselben *94, *97.
Spaltpilze, Gährthätigkeit *364.
— Einfluss von Erschütterungen auf Wachsen 156.
— Lebensdauer im trocknen Zustand 451.
— Maximum u. Ultramaximum d. Temperatur 430.
— Ortsbewegungen 364.
— Resistenz gegen Kälte 438.
Spaltpilzgährung, Hemmung durch Säure *234.
— — — Sprosspilze *367.
Spannkräfte 2.
Spannung der Gewebe und Zellen, s. Gewebespannung, Schichtenspannung, Turgor.
Spektralfarben, Curven für physiologische, chemische u. physikalische Functionen 150.
— Einfluss auf Assimilation *211.
— — — Chlorophyllkörperbewegungen 397.
— — — Protoplasmabewegungen 387.
— — — Schwimmbewegungen 372.
— — — Transpiration *149.
— heliotropische Wirkung 340.
— tödtliche Wirkung 448.
— Wachsthumsbeeinflussung *218; 147.
Spektrum des Chlorophylls *225.
Spermatozoiden, Entleerung 283.
Spitze und Basis, Gegensatz beider 165.
Splint, Festigkeit 13.
— Wasserbewegung in dems. *124.
Spontane Bewegungen, s. autonome Bewegungen.
Sporangium, Fortschleudern desselben 283.
Sporen, Austrocknungsfähigkeit 449.
— Ejaculation 282.
— Keimung im Dunklen 141.
Sporenschläuche, Schleuderbewegungen ders. 282.
Sprödigkeit von Pflanzentheilen 17.
Sprossbildende Stoffe 175.
Sprossgipfel, Nutation 194.
Sprosspilze, Resistenz gegen Kälte 438.
Sprosspilzgährung *364.
— Hemmung durch alkal. Reaction *234.
— Hemmung durch Spaltpilze *367.
Stärke, Auswandern aus Chlorophyllkörnern *191.
— diastatische Wirkung auf dies. *281.
— Entstehung von Theilkörnern 56.
— Molecularstructur *20.
— Nachweis *196.
— als Nährstoff *277.
— als Reservestoff *338.
— trajectorische Wachsthumscurven 94.
— transitorisches Auftreten *287.
— Wanderung *319, *332, *336.
— Wanderung in Siebröhren *324.
— zur Zellhautbildung *287.
Stärkebildung durch Assimilation *184, *190, *195.
— Schnelligkeit der *191.
Stärkekörner, Schichtenspannung 39.
— Umhüllung durch Chlorophyllkörner *196.
— Verathmung *355.
— Wachsthumsmechanik 54.
Stärkescheide *320.
Starrezustände 118, 274.
Staubfäden, Einfluss mechanischen Druckes auf Wachsen 153.
Staubgefässe, Nutationsbewegungen 194.
— Reizbarkeit 232, 234, 245.
— Schleuderbewegungen 280.
— Wachsthumsgeschwindigkeit 83.
Stengel, Beeinflussung der Gestalt durch mechanische Druck- und Zugkräfte 153.
— Elastizitätsverhältnisse in wachsenden Partien 13, 18.
— Erschlaffung durch Erschütterung 23.
— Etiolement 138.
— Geotropismus 298.
— Geotropismus gespaltener 319.
— grosse Periode des Wachsthums 69.
— Heliotropismus 301.
— Hohlwerden 37, 91.
— reizbare 221.
— Spannungen in 28.
— tägliche Wachsthumsperiode 104.
— Verticibasalität derselben 170.
— Wachsthum in Luft und Wasser 158.
— Wachsthumsgeschwindigkeiten 83.
— Wärmebildung 411.
Stengelknoten, Wurzelbildung an dens. 171.
Stengelorgane, Theilbarkeit 173.
Stengelranken 202.
Stereiden 8.
Stereome 8.
Stickgas, Austausch *88.
— Condensation *358.
— entsteht nicht *240.
— ist keine Nahrung *239.
Stickgasgehalt in der Pflanze *108.
Stickoxydul *374.
Stickstoff, Verhältniss zur Phosphorsäure *330.
Stickstofffreie Körper aus Proteinstoffen gebildet *295.
Stickstoffgehalt, Constanz *238, *240.
Stickstoffkörper, Ausscheidung *240.
— Metamorphosen *291.
— Nährwerth *243.
— Reiz durch 251.
— Synthese *237.
— Wanderung *336.
Stoff und Form 175.
Stoffanhäufung, s. Wahlvermögen.

Stoffaufnahme aus dem Boden *72.
— durch oberirdische Organe *69.
— durch Wurzeln *68.
Stoffausscheidung *57, *62, *65, *79.
Stoffaustausch, vgl. Osmose, Gasaustausch, Wasserbewegung.
Stoffmetamorphosen *266.
— im Endosperm *341.
— der Stickstoffkörper *291.
Stoffwanderung *318.
— aus absterbenden Theilen *334.
— der Aschenbestandtheile *327.
— aus Blättern *342.
— Einengung in Bahnen *331.
— Einfluss der Gewebespannung *337.
— Einfluss der Wasserströmungen *336.
— in Früchten *342.
— in Holzpflanzen *344.
— in Keimpflanzen *339.
— in Knollen *344.
— die leitenden Elementarorgane *320.
— Richtung *319, *333.
— in Rhizomen *344.
— in Samen *339.
— transitorische Anhäufung *322.
— die translocirten Stoffe *319.
— unterbrochene Bahnen *333.
— Ursachen *331.
— Verhältniss zum Wachsen *334.
— in Zwiebeln *344.
Stoffwechsel, assimilirender *267.
— destructiver *267.
— electiver *271, *279, *299.
Stolonen, s. Ausläufer.
Stomata, s. Spaltöffnungen.
Stossreize, Bewegungen durch 225, s. Mechanische Reize.
Strahlen verschiedener Brechbarkeit, s. Spektralfarben.
Strahlung, Abkühlung durch 416.
Sträucher, Jahresperiode des Wachsens 106.
— Stoffwanderung *344.
Strebfestigkeit 5.
Strömungen im Protoplasma 374.
Strontium *247. *264.
Strychnin als Nahrung *243.
Substitution der Aschenbestandtheile *248.
Substrat, richtende Kraft 347.
Sulfate, Reduction *369.
Sulfosäuren im Stoffwechsel *294.
— zur Ernährung *260.
Symbiose *226.
— Einfluss auf Wachsthum 162.
Syntonin als Nahrung *243.
Systole 399.

Tagesperiode des Blutens *164.
— der Gewebespannung 44.
— der Transpiration *152.
— des Wachsens bei alleiniger Variation der Beleuchtung 99.
— des Wachsthums im Freien 101, 105.
— — Entstehung 102.
— — Nachwirkung 101.
— der Wärmebildung 407.
Tagesschlaf der Blätter 265.
Tägliche Bewegungen, s. nyctitropische Bewegungen.
Tagma *13.
Tangentialspannung 25, 35.
Temperatur, locale Wirkung auf Zweige u. s. w. 112.
— Rissbildung in Bäumen durch Kälte 43.
— Senkung von Blättern und Aesten durch Kälte 43.
Temperaturänderung in Gelenken während der Reizbewegungen 243.
Temperatureinfluss auf Assimilation *205, *207.
— auf Athmung u. Gährung *374.
— auf Bewegungsvorgänge 197, 275, 284.
— — Chlorophyllbildung *223.
— — Farbstoffbildung *310.
— — Gasaustausch *91, *111.
— — Gewebespannung 43.
— — Lichtentwicklung 420.
— — Lichtstimmung von Schwärmsporen 371.
— — Protoplasmabewegungen 385.
— — pulsirende Vacuolen 400.
— — Schwimm- und Gleitbewegungen 373.
— — Spaltöffnungsweite *94.
— — Tagesperiode d. Wachsthums 101, 106.
— — Transpiration *147.
Temperatureinfluss auf Wachsthum 122.
— — Wasseraufnahme und Wasserbewegung *132, *135.
— — Wärmeproduction 406.
Temperaturgang, dessen Beziehung zur Jahresperiode des Wachsens 109, 112.
Temperaturmaximum 432.
Temperaturschwankung, Bedeutung beim Erfrieren 435.
Temperaturschwankungen, Bewegungen durch 231, 270.
— Einfluss auf Protoplasmabewegungen 385.
— — — Schwärmsporenbewegung 371.
Temperaturstarre 275.
Temperatursummen 113.
Thallium *264.
Thallome, Entstehung orthotroper aus plagiotropen 294.
— Geotropismus 300.
— Heliotropismus 302, 304.
— Plagiotropismus 291, 353.
Theilbarkeit der Pflanze 173.
Thermostaten 126.
Thiosinamin kein Nährstoff *243.
Thränen, s. Bluten.
Thyllen 155.
Titan *264.
Todessymptome 429.
Tödtung durch Austrocknen 449.
— — comprimirte Luft *373.
— — Hitze 430.
— — Kälte 435.
— — Licht 448.
— — plötzlichen Wechsel 428, 438, 451.
— — plötzlichen Sauerstoffwechsel *381.
— — plötzlichen Turgorwechsel 451.
— der Schwärmer durch plötzlichen Wasserwechsel 374.
Torsion, Definition 180.
— in Richtungsbewegungen 356.
— der Schlingpflanzen 211.
Torsionsbewegungen 22, 195.
— durch Imbibition 284.
Torsionsfestigkeit 10.
Tracheen, s. Gefässe.
Tracheiden, communiciren nicht *102.
Träger gleicher Oberflächenspannung 10.

Tragmodul, Veränderlichkeit mit Imbibition u. äusseren Einflüssen 11, 14.
— der Zellwand 11.
Trajectorische Wachsthumscurven 94.
Translocation der Nährstoffe, s. Stoffwanderung.
Transpiration *136.
— Abkühlung durch 415.
— Bedeutung der Behaarung *143.
— — von Cuticula und Kork *142.
— — der Dampfsättigung *146.
— — des Entwicklungsstadiums *145.
— — der Lenticellen *145.
— — — Spaltöffnungen *143.
— — des Wassergehaltes in der Pflanze *147.
— Beeinflussung durch Salzlösungen *151.
— der Gase *89.
— Einfluss auf Wachsen 157.
— Erschütterungseinfluss *150.
— gefrorener Pflanzen 448.
— Jahresperiode und Tagesperiode *152.
— Lichteinfluss *148.
— Temperatureinfluss *147.
— todter Pflanzen *146.
— als Ursache der Wasserbewegung *120.
— Transpirationsmenge *140, *153.
Transpirationswechsel, Reizung durch denselben 231.
Transversalgeotropismus 291.
— radiärer Organe 298.
Transversalheliotropismus 291.
Traubensäure als Nahrung *233.
Trauerbäume, Verticibasalität der hängenden Aeste 170.
— Wachsthum hängender Aeste 343.
— Richtungsursachen 352.
Trehalose *277, *285.
Trimethylamin, Exhalation *241.
Trockene Jahreszeit und deren Bedeutung für Jahrresperiode des Wachsens 109.
Trockenstarre 276.
— Bedeutung für Fortentwicklung 451.
Trockentod 449.
Turgor *50.
— Aufhebung durch Plasmolyse *52.
— Bedeutung für Festigung 6, 14.
— Beeinflussung durch Beleuchtung 144, 146.
— Einfluss auf Spaltweite *93, *99.
— — — Wachsen 157.
Turgordehnung, Ermittlung durch Plasmolyse 20.
— Ungleichheit derselben nach verschiedener Richtung in einer Zelle 15.
Turgorhöhe in etiolirenden Pflanzen 145.
Turgorkraft in Zellen *54; 22.
— verschiedener Stoffe *52, *54.
Turgorschwankungen *16, *55.
Turgorspannung und Bedeutung für Festigung 14, 24.
Turgorzustände in Bewegungen 183, 200, 233, 242, 276, 319.
— in heliotropisch und geotropisch sich krümmenden Organen 319, 321.
— in Reizbewegungen 233, 242.
Tyroleucin *293.
Tyrosin, Stoffwechselproduct *293, *298, *299.
— als Nahrung *242.

Ueberkältung 442.
Uebertragung *5.
Ultramaximum und Ultraminimum 428.
Umwachsen von Grashalmen durch Hutpilze 151.
Undulirende Nutation 195.
Unnöthige Stoffe, Anhäufung derselben *58. 62.
Unorganisirte Körper, Wachsthum 50.
Unterphosphorige Säure *260.
Unterschweflige Säure als Nährstoff *251.
Urmeristem, Elasticitätsverhältnisse 18.
— Wachsthum 64.

Vacuolen, Einfluss von Temperatur, Elektrizität, Wasserentziehung, Giften auf die Pulsationen 400.
— Pulsation 398.
Vacuolenbildung *35.
Variationsbewegungen 177.
Variationsbewegungen, autonome 184.
— heliotropische u. geotropische 308.
— durch mechanische Reize 233.
— nyctitropische s. nyctitropische Bewegungen.
Vegetationspunkte, adventive 65.
— intercalare 64.
— Ruhezeiten in denselben 65.
— Wachsthum 64.
Vegetationswasser *114.
Veratrin, Wirkung auf Pflanzen 454.
Verbrennungswärme, Gewinn von Betriebskraft durch dieselbe 3.
Vergeilung, s. Etiolement.
Verletzungen, Einfluss auf Protoplasmabewegungen 390.
— Einfluss auf Wachsthumsvorgänge 161, 198, 336.
Verticibasalität 121, 169.
— Bedeutung der Ringelung 171.
— der Blätter 170.
— Beeinflussung durch Schwerkraft 171.
— Einfluss auf Neubildungen 173.
— in Embryonen u. Cryptogamen 165.
— Induction u. Inhärenz 165.
— Umkehrung derselben 171.
Volvocineen, Bewegungen 361.
— pulsirende Vacuolen in denselben 398.

Wachs *308.
Wachsthum, Abhängigkeit von Athmung und Gährung *378.
— abwärts gerichteter Aeste 343.
— allgemeine Bedingungen u. maassgebende Factoren 48, 58.
— durch Apposition 50.
— Beziehung zwischen Längen- (Flächen-) u. Dickenwachsthum 61, 89.
— Beziehung zur Ernährung 146.
— Definition 46.
— in die Dicke 89, s. Dickenwachsthum.
— in heliotropischen u. geotropischen Bewegungen, s.

Heliotropismus u. Geotropismus.
Wachsthum, Induction von Bilateralität (Dorsiventralität, Verticibasalität) 163.
— durch Intussusception 50, 53.
— des isolirten Markes 57.
— der Niederschlagsmembranen *37.
— nothwendige u. entbehrliche äussere Einwirkungen 116.
— Reproductionsvorgänge durch dasselbe 172.
— ohne Sauerstoff *378.
— submerser Pflanzen 159.
— im Vegetationspunkt u. intercalares 64.
— Verhältniss zur Stoffwanderung *334.
— u. Zelltheilung 67, 91.
Wachsthumsarbeit 3, 347.
Wachsthumsbeeinflussung durch Austrocknen 449.
— — äussere Verhältnisse 74, 116.
— — Correlation u. Induction 160.
— — Druck, Zug u. Stoss 52, 57, 151.
— — Elektricität 160.
— — Erschütterungen 155.
— — Gewebespannung 33.
— — Licht, s. Lichteinfluss u. Heliotropismus.
— — Magnetismus 160.
— — plötzlichen Wechsel der äusseren Verhältnisse 120.
— — Salzlösungen 158.
— — Schwerkraft, s. Geotropismus u. Schwerkraft.
— — Starrezustände 118.
— — durch Temperatur 122, 432.
— — Turgescenzzustände 157.
— — Veränderlichkeit der Receptivität 120.
— — Verletzungen 161, 172.
— — Wassergehalt 157.
— — Wechselwirkung von Organen 161.
Wachsthumsbewegungen 177.
Wachsthumscurven, Ablenkung der Trajectorien 97.
— gewöhnliche Schichtung 94.
— Kappenschichtung 94.
— trajectorische 94.
Wachsthumsenergie, Definition 66.
Wachsthumsgeschwindigkeit 66, 80.
— autonome Oscillationen 81.
Wachsthumskraft der Wurzeln 347.
Wachsthumsmechanik 46.
— Bedeutung mechanischer Dehnung 52, 57.
— wird Elastizitätsgrenze überschritten? 59.
— der Stärkekörner 54.
— der Zellhaut 57.
Wachsthumsmessungen 84.
Wachsthumsnachwirkungen 119.
Wachsthumsperiode, grosse 66.
— — Curve derselben 71, 79.
— — Ermittlung derselben aus relativer Länge der Internodien 70.
— — verschiedener Organe u. verschiedener Pflanzen 77.
— — Wachsthumsenergie 67.
— — Zeitdauer 72.
— jährliche, s. Jahresperiode.
— Längenperiode 67.
— tägliche, s. Tagesperiode.
Wachsthumsrichtung durch Substrat und Eigenwinkel 347.
Wachsthumsschnelligkeit, Definition 66.
— Ungleichheit derselben in der Wachsthumszone 73.
Wachsthumsverkürzung der Wurzeln 89.
Wachsthumszone, Länge der wachsenden Zone 72.
Wahlvermögen *56, *331.
— im Ackerboden *70.
— Beeinflussung *59, *64, *67.
— Relation zwischen Wasser und Salz *65.
— spezifische Befähigungen *66.
— Ursachen *57.
— Veränderlichkeit mit Entwicklung u. s. w. *67.
Wanderung der Nährstoffe s. Stoffwanderung.
Wärme durch Insolation 415.
— Ultramaximum turgescenter u. trockener Pflanzen 432, 434.
Wärmebildung in Gelenken von Mimosa 413.
— grosse Periode 405.
— durch Imbibition *26; 413.
— durch intramoleculare Athmung 413.
— Messung 403.
— quellender Samen 413.
Wärmebildung in Sauerstoff 413.
— durch Sauerstoffathmung *373; *404.
— Tagesperiode 407.
— Temperatureinfluss 406.
— Ursachen 402.
Wärmeerniedrigung durch Strahlung, Verdampfung u. s. w. 416.
Wärmeleitung *22; 417.
Wärmemengen 404.
Wärmestarre 275.
Wärmestrahlen, Absorption 416.
Wärmetod 430.
— Einfluss des Mediums 431.
Wärmezustände unter normalen Bedingungen 415.
Wärme, s. auch Temperatur.
Wasser, Verarbeitung in der Assimilation *182.
Wasserabtropfen durch Capillarerhebung *179.
Wasseransammlung in Blattscheiden *69.
Wasseraufnahme aus Bodenarten *72, *76.
— beim Einpressen von Wasser *134.
— Einfluss des Bodens *132.
— — von Lösungen *132.
— Temperatureinfluss *132.
— Verhältniss zur Ausgabe *131.
Wasserausscheidung durch Erwärmung *135.
— in Nectarien, s. Nectarien.
— durch Reizung *171.
— aus unverletzten Pflanzentheilen *172.
— — — — Einfluss d. Turgescenz *173.
— — — — Zusammensetzung des Secrets *175.
— aus Wasserporen und Blattzähnen *174.
— aus Wunden, s. Bluten.
Wasserbewegung, Allgemeines *113.
— elektromotorische Wirkung 423.
— in der transpirirenden Pflanze (durch Saugung) *119.
— — — — Bedeutung des negativen Gasdrucks *122.
— — — — Einfluss äusserer Verhältnisse *132.
— — — — Leitungsbahnen *121, *123, *127.
— — — Saugkraft *120.
— — — Schnelligkeit ders. *127.

Wasserbewegung in der Pflanze, Veränderung der Leitungsfähigkeit *125, *122.
— — — Verhältniss zwischen Aufnahme u. Ausgabe *131.
— — — Welken abgeschnittener Sprosse *133.
— Reizfortpflanzung vermittelst derselben 252.
Wasserbildung durch Athmung *354.
Wassercontact, Reizwirkung durch denselben 232.
Wassercultur *253.
Wasserdampf, Condensation *70.
— als Reiz in psychrometrischen Bewegungen 345.
Wasserdruck, Einfluss auf Wachsen 159.
Wassereinlagerung, s. Imbibition u. Quellung.
Wassergehalt antagonistischer Gewebe in geotropisch u. heliotropisch gekrümmten Organen 325.
— Bedeutung für Abstossen von Pflanzentheilen 115.
— — für Starre u. Receptivität 276.
— Einfluss auf Gestaltung 159.
— — — Gewebespannung 40.
— — — Oeffnungs- und Schleuderbewegungen 284.
— — — Protoplasmabewegungen 389.
— — — pulsirende Vacuolen 400.
— organisirter Körper *28.
— tägliche u. jährliche Variation *136.
— turgescenter Pflanzen *114.
— Schwankungen desselben *131.
— vgl. Turgor.
Wasserhaltende Kraft d. Bodens *76.
Wasserinjection, Einfluss auf Bewegungen 183, 277.
Wasserpflanzen, Verlängerung in schnell fliessendem Wasser 153.
— Wachsen in Luft 158.
Wasserporen *68, *174.
Wasserstoffbildung durch Athmung *353, *360, *364.
Wasserstoffsuperoxyd, Einfluss auf Athmung *374.
Wasserverdampfung, s. Transpiration.
Wasserverlust, Tödtung durch 449.
Wasserwurzeln *84.
Wechselwirkung, Einfluss auf Stoffwechsel *310.
— Einfluss auf Wachsen 160.
Weichbast, Stoffwanderung im *321, *323.
Weingeist, s. Alkohol.
Weinsäure als Nährstoff *233.
— im Stoffwechsel *302.
Welken abgeschnittener Pflanzen *133.
— Einfluss auf Wachsen 157.
— Ursachen *131.
Winden, Definition 180.
Windepflanzen, s. Schlingpflanzen.
Wundholzbildung 155.
Wurzelausscheidungen *266.
Wurzelbildende Stoffe 175.
Wurzelbildung, Beeinflussung durch Wasserzufuhr 158.
— an Stengelknoten 171.
Wurzelhaare, Auswachsen durch Contactreiz 152.
— der Parasiten *232.
— Verwachsungen *73, *77, *81.
— s. auch Rhizoide.
Wurzelhöschen *81.
Wurzelkletterer 202.
Wurzelkraft, s Bluten.
Wurzeln, Activität geotropischer Krümmung 320.
— Aufnahmefähigkeit *68.
— Ausbreitung im Boden *81.
— Beeinflussung der Gestalt durch mechanische Kräfte 153.
— Circumnutation 190.
— Contactreizbarkeit 245, 248.
— Eigenwinkel 299.
— Eindringen in Quecksilber 321.
— — und Fortwachsen derselben im Boden 346.
— — — Eis 128.
— Einfluss äusserer Verhältnisse auf Bewurzlung *84.
— Elasticitätsverhältnisse 19.
— excentrische Verdickung 344.
— Festigkeitsconstruction 7.
— geotropische Sensibilität der Spitze 328.
— Geotropismus 298.
— Geotropismus gespaltener 319.
— — der Seitenwurzeln, durch Verletzung der Hauptwurzel verstärkt 336.
Wurzeln, Gewebespannung 31.
— grosse Periode des Wachsthums 69, 76.
— Heliotropismus 301.
— Hydrotropismus 345.
— Land- u. Wasserwurzeln *84.
— Lichteinfluss auf Wachsthum u. Bildung 133, 136, 140.
— der Parasiten *231.
— tägliche Wachsthumsperiode 105.
— Temperatureinfluss auf Wachsthum 127.
— Reservestoffe in *344.
— Theilbarkeit 173.
— Umwandlung in Stengel 170.
— Verhalten im Boden *72, *78.
— Verkürzung durch Turgor, Verlängerung durch Plasmolyse 16, 19.
— Verticibasalität 170.
— Wachsen in Luft und Wasser 158.
— Wachsthumsgeschwindigkeiten 82.
— Wachsthumskraft 347.
— Winterruhe 112.
Wurzelspitze, psychrometrische Empfindlichkeit 345.
— Regeneration 174.
Wurzelstöcke, s. Rhizome.

Xanthin *294.
Xanthophyll *225.

Zeiger am Bogen 85.
Zelle, als Anziehungscentrum, s. Wahlvermögen.
— Trennung von einander 115.
— Gestaltänderung mit Veränderung der Turgordehnung 16.
Zellgestaltung in etiolirten Organen 142.
Zellhaut, Bildungsmaterial *286.
— Einfluss von Austrocknen und anderen Eingriffen auf Elasticität und Cohäsion 14.
— Elasticität u. Cohäsion 10.
— Elasticitätsverhältnisse nach verschiedener Richtung 12, 16.
— Incrustation *290.
— Lösung durch Secrete *231.
— Molecularstructur *20.

Zellhaut, osmotische Eigenschaften *43.
— Schichtenspannung 38.
— Verkieselung *263.
— Wachsthumsmechanik 57.
Zellhautbildung am contrahirten Protoplasmakörper 62.
— Verhältniss zur Athmung *288.
Zellhautfestigkeit, Bedeutung der Spannungen für dieselbe 14.
Zellhautmetamorphosen *289.
Zellhautwachsthum, Beziehung zwischen Flächen- und Dickenwachsthum 61.
Zellkern, Bewegungen 380.
Zellsaft, gelöste Stoffe im *257.
— Stoffumwandlungen im *317.
— Reaction *317.
— Zusammenballung im 248.
Zelltheilung 93.
— Beeinflussung durch Licht 133.
— in etiolirten Organen 142.
— rechtwinklige Schneidung der Wände 93.
— und Wachsen 67, 91
Zersetzung durch Osmose *60, *66.
Zink *247, *263.
Zinn *264.
Zoosporen, s. Schwärmsporen.
Zucker als Nährstoff *277.
— als Reservestoff *338.
— Diosmose *45.
— in Nectarien *176.
— osmotische Leistung *55.
Zuckerscheide *320.
Zug, Einfluss auf Wachsthumsvorgänge 151.
Zugfeste Construction 5.
Zugspannung in Geweben 24.
Zuwachsbewegung, vgl. Wachsthum.
Zuwachsgrösse, Definition 66.
Zwiebeln, Jahresperiode des Wachsens 111.
— Stoffwanderung *344.

Druckfehler.

Auf Seite 1—141 (Bd. II) sind die auf § 35—99 des II. Bandes bezüglichen Citate um 1 Ziffer zu hoch, so dass z. B. p. 141, Zeile 9 von unten statt § 67 stehen muss: § 66.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

